PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, **A. ERNST**-ZÜRICH, **H. v. GUTTENBERG**-ROSTOCK,
R. HARDER-GÖTTINGEN, **W. SCHUMACHER**-BONN

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND **OTTO RENNER**

45. BAND, 2. HEFT

MIT 25 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 17. FEBRUAR 1955)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1955

Planta (Berl.)

Preis DM 18.60

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik.

Begründet 1925. Herausgegeben von *W. Ruhland, H. Winkler.* Berlin, Springer. Bis Band 21 als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E: Planta".

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä., von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim,* oder an *Professor Dr. Otto Renner,* (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzinger Straße 67.*

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 2440

---

45. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 2. Heft

Seite

Bogen, H. J., und G. Follmann, Osmotische und nichtosmotische Stoffaufnahme bei Diatomeen. (Untersuchungen über die „spezifische Permeabilität" der Diatomeen.) Mit 7 Textabbildungen 125

Gottschalk, W., Vergleichend cytologische Untersuchungen an den Ruhe- und Arbeitskernen verschiedener pflanzlicher Gewebe. Mit 14 Textabbildungen 147

Franke, W., Über die Biosynthese des Vitamins C. II. Mitteilung. Zur Biochemie und Physiologie der Vitamin C-Synthese. Mit 2 Textabbildungen 166

Richards, F. J., Über einige Fragen betreffend die Messung von Blattstellungen. Mit 1 Textabbildung 198

Rosenstock, G., Die Zeitwirkung von Temperaturänderungen auf die CO_2-Abgabe von Kartoffelparenchym. Kurze Mitteilung. Mit 1 Textabbildung . 208

Schumacher, W., und H. Matthaei, Über den Zusammenhang zwischen Streckungswachstum und Eiweißsynthese 213

Planta, Bd. 45, S. 125—146 (1955).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Marburg a. d. Lahn.

OSMOTISCHE UND NICHTOSMOTISCHE STOFFAUFNAHME BEI DIATOMEEN.

(UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE „SPEZIFISCHE PERMEABILITÄT" DER DIATOMEEN.)

Von

HANS JOACHIM BOGEN und GERHARD FOLLMANN.

Mit 7 Textabbildungen.

(Eingegangen am 23. Oktober 1954.)

Einleitung.

Viele Diatomeen zeigen im plasmolytischen Versuch ein besonderes Verhalten: sie deplasmolysieren in Zuckerlösungen mit wesentlich größerer Geschwindigkeit als alle anderen Objekte. Da in solchen Versuchen die Volumzunahme plasmolysierter Protoplasten ausschließlich auf eine Erhöhung des osmotischen Wertes in der Vacuole infolge Endosmose (Permeation) gelöster Substanz zurückgeführt wird, schrieb man den Diatomeen eine extrem hohe Zucker*permeabilität* zu und stellte einen besonderen Diatomeentyp der Permeabilität auf (HÖFLER 1940, fußend auf Untersuchungen von MARKLUND 1936, ELO 1937 u. a.).

Wie in jüngster Zeit nachgewiesen wurde, können indessen die seit langem bekannten *nichtosmotischen* Aufnahmeprozesse ein solches Ausmaß annehmen, daß sie auch bei plasmolytischen Versuchen ins Gewicht fallen und zu erheblichen Verfälschungen osmotischer Effekte führen. Vor allem ist es das Wasser, das nichtosmotisch, d. h. unabhängig vom osmotischen Konzentrationspotential, aufgenommen wird. Daraus resultiert eine Volumzunahme plasmolysierter Protoplasten, die eine viel zu hohe Permeation gelöster Stoffe vortäuscht (BOGEN u. PRELL 1953, BOGEN 1953).

Solange nicht sicher nachgewiesen ist, daß das besondere Verhalten der Diatomeen nicht lediglich auf dem Interferieren solcher Prozesse beruht, erscheint es uns nicht angängig, von einer besonderen Zuckerpermeabilität zu sprechen. Wir hielten es daher für notwendig, nachzuprüfen, ob auch bei diesen Objekten zwischen osmotischer und nichtosmotischer Stoffaufnahme unterschieden werden müsse, und welchen Anteil die beiden Prinzipien an der Gesamtaufnahme haben.

Diese Aufgabe ist insofern einer Lösung zugänglich, als man die Möglichkeit hat, durch Stoffwechselgifte (Koppelungsgifte), wie Natriumazid und Dinitrophenol, diejenigen Teile des Zellstoffwechsels still-

zulegen, die den nichtosmotischen Aufnahmeprozessen die erforderliche Energie liefern.

Wir haben deshalb in kurzfristigen Versuchen zunächst untersucht, inwieweit der „ursprüngliche" osmotische Wert durch Zusatz von Stoffwechselgiften zum Plasmolytikum beeinflußt werden kann, sind dann aber auch in länger dauernden Versuchen der Erhöhung dieses osmotischen Wertes (durch „Permeation") in Azidgegenwart nachgegangen. Im folgenden soll über den ersten Teil dieser Versuche berichtet werden.

Methodische Angaben.

a) Objekte. *1. Melosira varians* C. A. Ag., eine weitverbreitete, koloniebildende zentrische Art, die durch eine große Plasmolyse- und Giftresistenz ausgezeichnet ist (s. unten),

2. Melosira arenaria Moore, selten in Massenvegetation, an flachen sandigen Ufern.

Beide Objekte plasmolysieren auch in höheren Konzentrationen (bis zu 0,5 mol/l Saccharose) regelmäßig konvex, und zwar mit festen Plasmolyseorten: *M. varians* in Richtung der Valvarebene, *M. arenaria* in der Apikalebene.

b) Kulturen. Das Material wurde in Anreicherungskulturen in Nährlösung nach Hämmerling (1931) in großen, flachen Petrischalen bei diffusem Tageslicht und Temperaturen zwischen 18 und 22° C vorkultiviert.

c) Messung der Stoffaufnahme nach der grenzplasmolytischen Methode (Fitting 1915, 1917). Einzelne Algenbüschel wurden mit der Hornpinzette entnommen, mehrfach in Proben der Versuchsflüssigkeit gespült und anschließend in Deckelschalen aus Jenaer Glas (15 ml Inhalt) in die endgültige Versuchslösung eingebracht.

Soweit bei schnell eindringenden Stoffen hochkonzentrierte Lösungen erforderlich waren, wurden die Algen durch drei Stufen mit ansteigenden Konzentrationen geführt.

Zur Auszählung gelangte das Material auf hohlgeschliffene Objektträger und wurde unter Einschluß einer Luftblase mit dem Deckglas überdeckt, dieses mit Vaseline umrandet. Nach der Beobachtung erfolgte Rückübertragung in das Glasschälchen.

Bei jeder einzelnen Beobachtung wurden 100 Zellen abgezählt und der Prozentsatz plasmolysierter Zellen durch Auszählen festgestellt. Ermittlung der temporären O_g-Werte durch lineare Interpolation.

Alle Versuche wurden zehnfach angesetzt. Der mittlere Fehler der Mittelwerte lag in der Regel bei $\pm$ 4,5%; vereinzelt wurde er indessen auch zu $\pm$ 11% berechnet, jedoch nur für die ersten und letzten Messungen.

Berechnung der relativen Permeationskonstanten nach der Formel

$$P' = \frac{1}{t} \ln \frac{c}{c - x}$$

(Collander u. Bärlund 1933), worin c die Gleichgewichtskonzentration des eindringenden Stoffes im Zellsaft (hier gleich der in der Außenlösung herrschenden Konzentration), x die jeweilige Konzentration im Zellsaft und t die Zeit in Stunden

bedeuten. x gleich O_g (Diosmotikum) — O_g (Saccharose). Berechnung der absoluten Permeationskonstante nach der Formel $P = \frac{v}{q} \cdot P'$ (COLLANDER u. BÄRLUND 1933), worin v = Volumen der Zellen in cm³, q = Zelloberfläche in cm². Berechnung der „theoretischen" Permeationskonstanten nach BOGEN 1950.

d) Vergleich der Dampfdrucke nach der durch RAST (1921) verbesserten BARGERschen Methode: Zwei Flüssigkeitssäulchen mit verschiedener Konzentration an gelöster Substanz und verschiedenen Dampfdrucken wurden in eine Kapillare von 20—30 cm Länge und 0,5—1,5 mm Durchmesser so eingebracht, daß sie durch eine Luftblase von 3—4 mm Länge getrennt waren. Die Kapillare wurde anschließend zugeschmolzen und im Thermostaten bei 40° C aufbewahrt. Kontrolle der Meniskenlage alle 12 Std. Die Verschiebung des Meniskus um 2—4 Teilstriche (Objektiv 10×, Mikrometerokular 8×) zeigt eine Konzentrationsdifferenz von etwa 0,02 mol/l an.

e) Gewinnung der Preßsäfte. Absaugen der Algenwatten auf Porzellanfiltern, Spülen mit 50 ml Nährlösung, Auspressen bei 300 Atm. durch eine Düse, deren Durchmesser wesentlich kleiner ist als der Algendurchmesser.

Die Nähr- bzw. Versuchslösung kann in annähernd gleichem Verhältnis entfernt werden; vergleichende Wassergehaltsbestimmungen gleicher Proben ergaben Fehler von höchstens ± 4,5 %.

Bei *M. arenaria* wurde unmittelbar ein klarer Preßsaft gewonnen, der in die Kapillaren eingeführt wurde.

M. varians lieferte ein breiiges Homogenisat, das auch nach scharfem Zentrifugieren keine Sedimentierung zeigte. Das Homogenisat wurde daher 12 Std bei 90° C im Thermostaten getrocknet, anschließend in der Mikroreibschale zerstoßen, mit der dreifachen Gewichtsmenge Wasser versetzt (entsprechend dem festgestellten Wassergehalt von 73,2%) und nach 2 Std 15 min bei 5000 U/min abzentrifugiert. Die überstehende Flüssigkeit war klar und konnte für die Kapillarversuche verwendet werden.

f) Versuchslösungen. Lösung aller Stoffe in sterilisiertem Standortwasser oder Nährlösung. Bei den Zusätzen der Kombinationslösungen wurde die Molarität des zugegebenen Stoffes bei der Einwaage von der des Plasmolytikums abgezogen. Die Dissoziation des Zusatzes wurde nicht berücksichtigt. Korrektur der osmotischen Werte der Saccharoselösungen nach URSPRUNG (1939). Die Konzentrationsintervalle in den einzelnen Versuchsserien betrugen je nach Plasmolytikum 0,02 bis 0,50 mol/l.

Äthylenglykol:	Merck, für wissenschaftliche Zwecke
Acetamid:	Kahlbaum, ohne Angabe des Reinheitsgrades
2,4-Dinitrophenol:	Riedel de Haen, ohne Angabe des Reinheitsgrades
Erythrit:	Merck, ohne Angabe des Reinheitsgrades
Harnstoff:	Merck, puriss.
Kaliumnitrat:	Merck, p. a.
Malonamid:	Schuchardt, für wissenschaftliche Zwecke
Methylharnstoff:	Schering, für wissenschaftliche Zwecke
Natriumazid:	Merck, p. a.
sek. Natriumphosphat:	Merck, nach SÖRENSEN
Natronwasserglas:	handelsüblich
Saccharose:	handelsüblich.

g) Besondere Bemerkung. *Melosira varians* erwies sich als außergewöhnlich resistent gegenüber Natriumazid; die Zellen lebten noch nach 14tägigem Aufenthalt in 10^{-2} mol/l Azid und sahen völlig gesund aus.

h) Abkürzungen.

Azid = Natriumazid
DNP = 2,4-Dinitrophenol
M = mol/l
O_g-Wert = empirischer osmotischer Wert bei Grenzplasmolyse
PK = Permeationskonstante
PR = Permeabilitätsreihe.

B. Versuchsergebnisse.

1. Osmotischer Wert.

Die O_g-Werte in Saccharoselösung ohne und mit Zusatz von Stoffwechselgiften sind in Tabelle 1 wiedergegeben.

Tabelle 1. *Melosira varians: Osmotische Werte bei Grenzplasmolyse nach Zusatz von Natriumazid und Dinitrophenol.*

	Ohne Zusatz „Kontrolle"	Azid 10^{-3} M	Azid 10^{-2} M	DNP 10^{-4} M	DNP 10^{-3} M
Nach 2 min . . .	0,264	0,234	0,217	0,258	0,266
Minimumwert . .	0,248 (15 min)	0,222 (30 min)	0,197 (60 min)	0,211 (300 min)	0,201 (240 min)

Der osmotische Wert nimmt bereits bis zur ersten Messung, die technisch möglich ist, durch Zusatz der Stoffwechselgifte um 11—18% ab. Diese Abnahme verstärkt sich im weiteren Verlauf auf 22% (in anderen Versuchen auf 30%). DNP wirkt dabei langsamer als Azid.

Die Differenzen sind statistisch nicht immer gut gesichert; gleichwohl müssen sie als signifikant bezeichnet werden, da die Azidwerte in jedem Falle unter den Kontrollwerten liegen.

Diese in sämtlichen Versuchsserien regelmäßig festgestellte Abnahme des O_g-Wertes ist nicht die Folge einer Exosmose von Zellsaftstoffen; gegen diese Auffassung spricht u. a. die überaus hohe Geschwindigkeit der Abnahme. Ebensowenig kann sie als Reizplasmolyse gedeutet werden: wohl tritt eine solche bei anderen Diatomeen oft ganz unerwartet stark auf, bei der sehr wenig empfindlichen *Melosira* hingegen konnte sie niemals beobachtet werden. Wir müssen sie vielmehr, in guter Übereinstimmung mit früheren Befunden an *Rhoeo* und *Taraxacum* (BOGEN 1953), mit der Anwesenheit einer gewissen Wassermenge erklären, die die ungeschädigte Zelle *nichtosmotisch* in der Vacuole festhält. Dieses Wasser macht bis zu 22% des gesamten Zellsaftes aus, wird aber der Vacuole mit bloßen osmotischen Mitteln nicht entzogen. Unter dem Einfluß der Stoffwechselgifte jedoch kann es nicht mehr festgehalten werden und verläßt die Zelle auf osmotischem Wege. Damit

verringert sich deren Volumen gegenüber der Kontrolle, und ein niedrigerer O_g-Wert resultiert. Dieser niedrigere Wert dürfte dem *„wirklichen"* osmotischen Wert in der Vacuole am nächsten kommen. In den Kontrollzellen wird er jedoch verfälscht (erhöht) durch das nichtosmotisch festgehaltene Wasservolumen und als *„scheinbarer"* osmotischer Wert, d. h. als O_g-Wert gemessen. Die Differenz zwischen Kontrollzellen und vergifteten Zellen beruht mithin nicht auf Unterschieden in der Konzentration *gelöster* Vacuolenstoffe, sondern allein auf Unterschieden im *Wasser*gehalt.

Wenn diese Interpretation richtig ist, dann muß eine physikalische Bestimmung der „wirklichen" osmotischen Werte bei der Kontrolle und im Vergiftungsversuch zu übereinstimmenden Zahlen führen. Das ist in der Tat der Fall:

Unbehandelte Zellen von *Melosira varians* wiesen nach 15 min einen O_g-Wert von 0,280 M (Saccharose) auf, die mit 10^{-3} M Azid behandelten einen solchen von 0,249 M. Preßsäfte aus beiden Proben, als getrennte Flüssigkeitssäulchen in die (anschließend zugeschmolzene) Rastsche Kapillare eingebracht, zeigen nach 96 Std keine Veränderungen der Menisken, obwohl die Methode Differenzen von 0,02 M (Saccharose) festzustellen erlaubt. Zwischen Kontrolle (0,280 M) und 10^{-2} M Azid nach 300 min (0,223 M) besteht ebenfalls keine osmotische Differenz.

Analoge Versuche mit *Melosira arenaria* verliefen genau gleichsinnig; obwohl hier die Differenzen im scheinbaren osmotischen Wert mit 0,077 M noch wesentlich höher liegen (Kontrolle nach 30 min 0,345 M, in 10^{-3} M Azid nach 120 min 0,279, in 10^{-2} M Azid nach 720 min 0,268 M), konnte keine Differenz im Dampfdruck gemessen werden. Da Kontroll- und Versuchszellen jeweils im Stadium der Grenzplasmolyse waren, muß geschlossen werden, daß die Konzentrationen an osmotisch wirksamer Substanz und damit die *wirklichen osmotischen Werte* in beiden Fällen gleich sind. *Trotzdem befinden sie sich das eine Mal (Kontrolle) mit 0,345 M (Saccharose), das andere Mal mit 0,268 M (Saccharose) im Gleichgewicht.* Bei den Kontrollen wird also ein Teil des Wassers in der Vacuole in irgendeiner vorerst unbekannten Form festgehalten und daran gehindert, die Vacuole auf osmotischem Wege zu verlassen. Erst der Zusatz von Stoffwechselgiften hebt diese Wasser-„bindung" auf.

Es verdient festgehalten zu werden, daß die Giftwirkung konzentrationsabhängig ist: In allen Fällen setzt die höhere Konzentration (10^{-2} M Azid, 10^{-3} M DNP) den scheinbaren osmotischen Wert stärker herab als die niedrigere; je stärker die Atmungshemmung bzw. die Entkoppelung der Phosphorylierungen, desto weniger Wasser vermag die Zelle mit nichtosmotischen Kräften festzuhalten.

2. *Permeation und Stoffaufnahme.*

a) Saccharose. Verfolgt man die Kontrollversuche über längere Zeiten, so zeigt sich bereits nach 15 min bis zu 6 Std ein stetiger und verhältnismäßig rascher Anstieg der O_g-Werte bis zu 0,322 M. Danach flacht er etwas ab, erreicht aber nach 24 Std immer noch den Wert 0,400 M (Abb. 1).

Interpretiert man diese Zunahme des O_g-Wertes als Folge einer Saccharose-Endosmose, so kann man nach der auf S. 126 gegebenen Formel für alle Meßintervalle die Permeationskonstante (PK) für Saccharose berechnen; sie ergibt sich zu $0{,}118 \cdot 10^{-4}$ bei Versuchsende. Dies

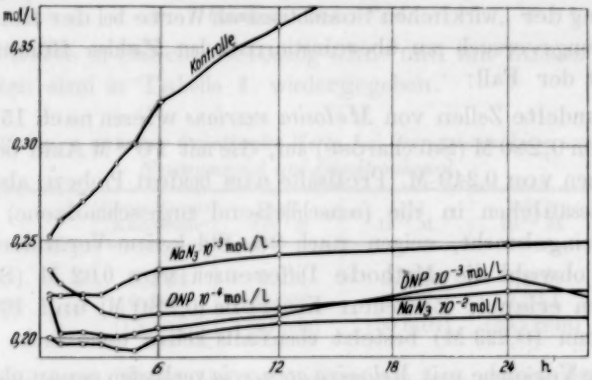


Abb. 1. *Melosira varians*, Veränderung der osmotischen Werte bei Grenzplasmolyse (O_g-Werte) in Saccharoselösungen bei Zusatz von Natriumazid und Dinitrophenol. Ordinate: O_g-Werte in mol/l; Abszisse: Versuchsdauer in Stunden. Die 2-min-Werte aus Tabelle 1 sind hier nicht eingetragen.

ist offenbar der Tatbestand, der MARKLUND, ELO, HÖFLER u. a. dazu veranlaßt hat, von einer hohen Zuckerpermeabilität zu sprechen, denn diese PK ist teilweise erheblich größer als bei anderen Objekten.

Wie aber Abb. 1 des weiteren zeigt, kann diese hohe Zucker-„Permeabilität" durch Stoffwechselgifte zumindest über lange Zeiträume *vollständig aufgehoben* werden: 10^{-3} M Azid hält den (erniedrigten) O_g-Wert über 3 Std, 10^{-2} M Azid sogar über 6 Std völlig konstant. Der nach dieser Zeit zu beobachtende Anstieg ist, verglichen mit dem Verhalten der Kontrollen, außerordentlich gering; die daraus berechneten PK für Saccharose sind günstigstenfalls 0,035 bzw. $0{,}018 \cdot 10^{-4}$ und bewegen sich durchaus im Rahmen der „Permeabilitäts-Typen" der meisten anderen Pflanzen.

Nach den Erfahrungen über die Wirkungsweise der Stoffwechselgifte auf die Wasserführung der Vacuole bei frischplasmolysierten Zellen (vgl. vorigen Abschnitt) liegt es nahe, anzunehmen, daß auch die schnelle Erhöhung der O_g-Werte in den giftfreien Kontrollen nicht auf einer Saccharose-Endosmose beruht, sondern hauptsächlich das Resultat einer

nichtosmotischen Wasseraufnahme ist, die durch Azid bzw. DNP wiederum unterbunden wird. Wollte man hingegen die Änderungen der O_g-Werte unter dem Einfluß der Stoffwechselgifte ausschließlich mit den Gesetzen der Osmose und der Permeabilität erklären, so würde man von einer *Herabsetzung* der Zuckerpermeabilität bei gleichzeitiger starker *Erhöhung* der Exosmose von Vacuoleninhaltsstoffen sprechen müssen (letzteres wegen der zunächst eintretenden starken Herabsetzung der O_g-Werte durch die Gifte). Aber gerade von diesem Standpunkte aus ist das Nebeneinander beider Phänomene ohne unwahrscheinliche Hilfsannahmen nicht möglich.

Um die Annahme der Vortäuschung einer Rohrzuckerpermeation durch nichtosmotische Wasseraufnahme auf ihre Richtigkeit zu prüfen, haben wir auch hier die *wirklichen* osmotischen Werte bzw. Dampfdrucke nach der Rastschen Kapillarmethode verglichen. Nach 6 Std wurden folgende *O_g-Werte* grenzplasmolytisch gefunden: Kontrolle 0,363 M, 10^{-3} Azid 0,263 M. Trotz dieser Differenz von genau 0,1 M (Saccharose) ergab sich eine Veränderung der Meniskendistanz um lediglich 2 Teilstriche (innerhalb 96 Std); dem entspricht eine Differenz der wirklichen osmotischen Werte von weniger als 0,015 M.

In 10^{-2} M Azid ist die Differenz der O_g-Werte zwischen Kontrolle (0,389) und Versuch (0,235) mit 0,154 M noch wesentlich höher; gleichwohl ist die Verschiebung in der Rastschen Kapillare mit nur 3 Teilstrichen wiederum minimal und zeigt eine reale osmotische Differenz von nur 0,015—0,02 M an.

Entsprechend fielen Versuche mit *Melosira arenaria* aus (Differenzen der O_g-Werte 0,110 M für 10^{-3} M Azid bzw. 0,103 M für 10^{-2} M Azid; Differenz nach der Kapillarmethode maximal 0,01 M).

Die plasmolytisch ermittelte Erhöhung der O_g-Werte in Saccharoselösung muß also zu $^9/_{10}$ einer nichtosmotischen, durch Koppelungsgifte zu unterbindenden *Wasser*aufnahme zugeschrieben werden; das Ausmaß der wirklichen Saccharosepermeation ist auf etwa $^1/_{10}$ der scheinbaren zu veranschlagen. Die nichtosmotische Wasseraufnahme überwiegt mithin so stark, daß sie eine Erhöhung des osmotischen Wertes von etwa 0,01 M/Std vortäuscht.

Damit ist gezeigt, daß sich die Zuckerpermeabilität der Diatomeen recht genau in der Größenordnung der übrigen Objekte, insbesondere höherer Pflanzen, hält; es ist nicht mehr statthaft, von einer besonders hohen Zuckerpermeabilität zu sprechen, und der *Diatomeentyp der Permeabilität* muß aufgegeben werden.

Der langsame Anstieg der O_g-Werte in Gegenwart der Stoffwechselgifte ist anscheinend der Ausdruck einer geringen („normalen") Zuckerpermeation; es liegt gegenwärtig keine Veranlassung vor, ihn als *Erholungsvorgang* aufzufassen.

b) Erythrit, Malonamid, Glycerin, Harnstoff, Methylharnstoff, Äthylenglykol, Acetamid.

α) *Erhöhung der O_g-Werte.* Nach Aufdeckung dieser ansehnlichen nichtosmotischen Wasseraufnahme *im grenzplasmolytischen Versuch* war es notwendig, darüber Klarheit zu gewinnen, ob eine solche auch bei der Aufnahme anderer, schneller permeierender Stoffe im gleichen Maße abläuft, ob also durch die Stoffwechselgifte deren PK *allein um den Anteil dieser Wasseraufnahme* herabgesetzt werden, oder ob neben der osmotischen Aufnahme dieser Stoffe auch noch eine nichtosmotische Anelektrolytaufnahme gegeben ist, die analog der nichtosmotischen Wasseraufnahme vergiftet werden kann.

Wir haben daher entsprechende Kurven für die Erhöhung der O_g-Werte in den Lösungen der Stoffe Erythrit, Malonamid, Glycerin, Harnstoff, Methylharnstoff, Äthylenglykol und Acetamid mit und ohne Azidzusatz aufgenommen. Die Ergebnisse sind in Abb. 2 und 3 untereinandergestellt. Sie enthalten jeweils die mittleren O_g-Werte in Abhängigkeit von der Versuchsdauer und geben deren Erhöhung wieder.

Eine erste Betrachtung ergibt folgende Tatsachen: 1. Bei den Stoffen mit mittleren PK (Methylharnstoff, Harnstoff, Glycerin, Malonamid) steigen die O_g-Werte in den azidfreien Versuchen verhältnismäßig schnell an; bei Azidzusatz sind die Kurven stark abgeflacht, zumindest während der ersten beiden Stunden; sie erscheinen daher den Erythrit- und Saccharosekurven stark genähert. 2. Bei den *schnell* permeierenden Stoffen Acetamid und Glykol ist die Veränderung nach Azidzusatz *scheinbar* nicht so deutlich.

Berücksichtigt man die Tatsache, daß die im Saccharoseversuch ermittelte nichtosmotische Wasseraufnahme den O_g-Wert stündlich nur um 0,01 M erhöht, so wird sofort deutlich, daß die Aufnahme der gelösten Anelektrolyte durch das Azid erheblich stärker verringert wird.

Ein Zahlenbeispiel mag die Verhältnisse belegen:

In reiner Harnstofflösung erhöhen sich die O_g-Werte innerhalb der 2. Versuchsstunde von 0,66 M auf 2,00 M, also um 1,34 M/Std. Würde durch Azidzusatz lediglich die nichtosmotische Wasseraufnahme beseitigt werden (deren Effekt eine Zunahme des O_g-Wertes um 0,01 M/Std ist), so würde der O_g-Wert im Azidversuch um 1,33 M höher liegen müssen. In Wirklichkeit erhöht er sich aber nur um 0,176 M (von 0,437 M auf 0,613 M)! Entsprechende Zahlen lassen sich für alle anderen Stoffe erbringen, auch für die *schnell permeierenden* Stoffe Acetamid und Glykol, die infolge der überhöhten graphischen Darstellung sich dieser Regel nicht einzufügen schienen. Hierzu ebenfalls ein Zahlenbeispiel: Im azidfreien Acetamid-Versuch erhöht sich der O_g-Wert von der 5. bis zur 10. Minute von 1,118 M auf 2,987 M, also um 1,869 M, in Gegenwart von 10^{-3} M Azid um 0,550 M, bei 10^{-2} M Azid um 0,560 M.

Wir müssen daraus schließen, daß *entweder* das Azid die *Permeabilität* für die Anelektrolyte herabsetzt, oder daß neben der osmotischen An-

elektrolytaufnahme (Permeation) noch eine *nichtosmotische Anelektrolytaufnahme* stattfindet, die dann ebenso durch Azid verhindert wird wie die nichtosmotische Wasseraufnahme.

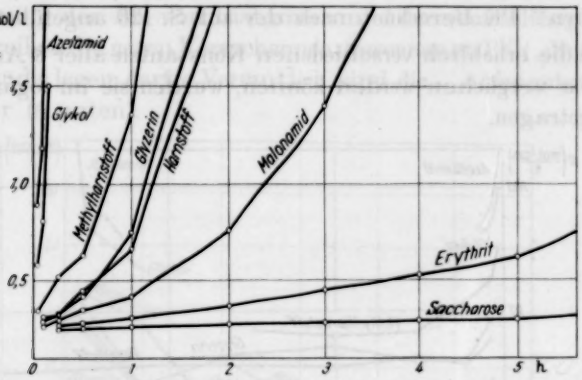


Abb. 2. *Melosira varians*, Veränderung der O_g-Werte in Lösungen verschiedener Diosmotika, ohne Zusatz von Natriumazid. Ordinate: O_g-Werte in mol/l; Abszisse: Versuchsdauer in Stunden.

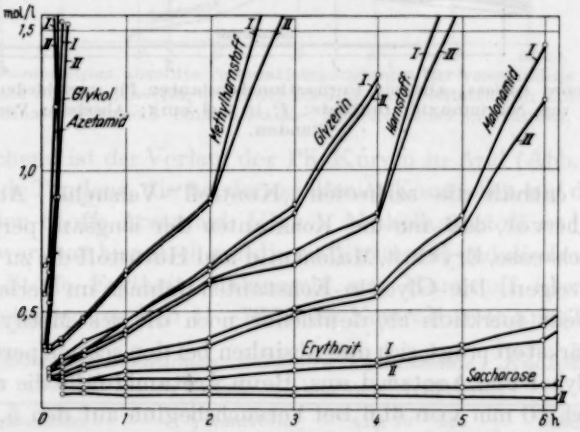


Abb. 3. *Melosira varians*, Veränderung der O_g-Werte in Lösungen verschiedener Diosmotika bei Zusatz von Natriumazid. *I* Azid 10^{-3} mol/l, *II* Azid 10^{-2} mol/l. Ordinate: O_g-Werte in mol/l; Abszisse: Versuchsdauer in Stunden.

Solange wir nicht ausreichende Materialmengen zur Verfügung haben, um für alle Kurvenpunkte grenzplasmolytisch nicht nur die scheinbaren osmotischen Werte zu ermitteln (O_g-Werte), sondern auch physikalisch die wirklichen (nach RAST 1921 bzw. HINZPETER 1952), können wir keinen direkten Beweis für die Gültigkeit der *zweiten* Annahme bringen. Im folgenden Abschnitt sollen indessen einige indirekte Hinweise gegeben werden.

β) Permeationskonstanten. Wir haben provisorisch die Erhöhung der O_g-Werte im Verlauf des Versuches so behandelt, als ob sie eine wirkliche Erhöhung der Konzentration osmotisch wirksamer Substanz in der Vacuole anzeigten, d. h. wir haben „formal" *für jedes Meßintervall* die „temporären" PK berechnet nach der auf S. 126 angeführten Formel.

Damit die erheblich verschiedenen Konstanten aller 8 Anelektrolyte unmittelbar verglichen werden können, wurden sie im logarithmischen Netz eingetragen.

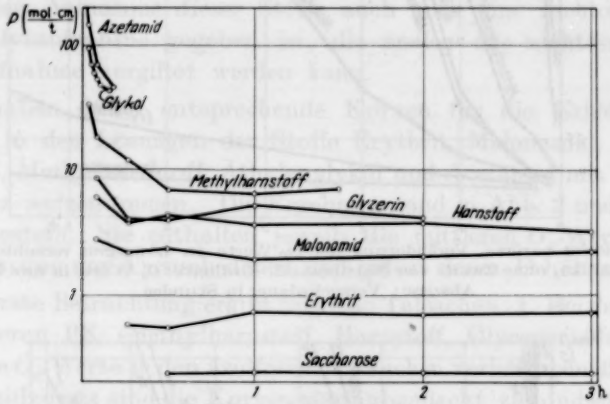


Abb. 4. *Melosira varians*, absolute Permeationskonstanten für verschiedene Diosmotika ohne Zusatz von Natriumazid. Ordinate: P in mol·cm/t; Abszisse: Versuchsdauer in Stunden.

Abb. 4 enthält die azidfreien „Kontroll"-Versuche. Aus ihr geht eindeutig hervor, daß nur die Konstanten der langsam permeierenden Stoffe Saccharose, Erythrit, Malonamid und Harnstoff die zu erwartende Konstanz zeigen. Die Glycerin-Konstanten nehmen im Verlauf des Versuches bereits merklich ab, deutlicher noch die des Methylharnstoffs, und am stärksten prägt sich das Absinken bei den schnell permeierenden Stoffen Glykol und Acetamid aus: Beim Acetamid fällt die relative PK bereits nach 10 min von 61,6 bei Versuchsbeginn auf den 5. Teil, nämlich 12,4, ab.

Dieses Verhalten spricht nicht eben dafür, daß der Erhöhung der O_g-Werte ausschließlich reine Permeabilitätseffekte zugrunde liegen. Es liegt nahe, hierfür eine „osmotische Schädigung", etwa in Form einer Permeabilitätsherabsetzung, verantwortlich zu machen, die dort besonders deutlich ist, wo wegen rascher Stoffaufnahme besonders hohe Konzentrationen angewendet werden müssen (Methylharnstoff, vor allem aber Glykol und Acetamid). Um sicher zu gehen, daß unsere Versuche keinen groben Versuchsfehler enthielten, haben wir aus ELOS Protokollen über *Licmophora oedipus* und denen MARKLUNDS über *Melosira moniliformis*

gleichfalls die „temporären" PK berechnet. Wie Abb. 5 ausweist, verhält sich Licmophora *völlig gleichsinnig*; dasselbe gilt für *Melosira moniliformis*.

Die Ergebnisse lassen es als recht zweifelhaft erscheinen, ob man der Berechnung der PK von Diatomeen und der Aufstellung von Permeabilitätsreihen die gegen Versuchsende gewonnenen PK („Endkonstanten") zugrunde legen darf. Vermutlich sind die „Anfangskonstanten" zuverlässiger (s. unten).

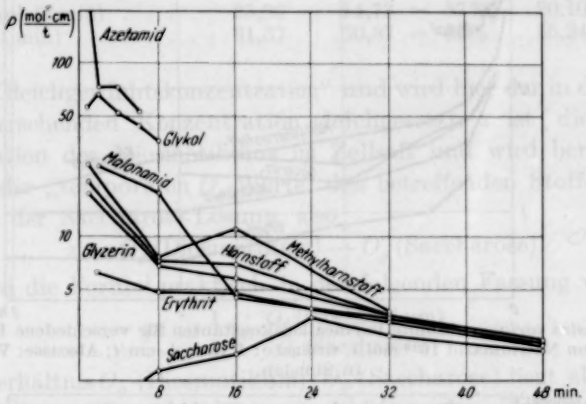


Abb. 5. *Licmophora oedipus*, absolute Permeationskonstanten für verschiedene Diosmotika, ohne Zusatz von Natriumazid, berechnet aus den Versuchsdaten von Elo (1937). Ordinate: P in mol · cm/t; Abszisse: Versuchsdauer in Stunden.

Überraschend ist der Verlauf der PK-Kurven in Azid (Abb. 6 und 7): Die abfallende Tendenz, die bei den azidfreien Kontrollen auf die schnell permeierenden Stoffe Acetamid, Glykol, Methylharnstoff und Glycerin beschränkt war, hat hier auch auf die mäßig schnell und die langsam eindringenden Stoffe Erythrit, Malonamid und Harnstoff übergegriffen. Die Endkonstanten machen 41—76% der Kontrollwerte aus (Tabelle 2).

Tabelle 2. *Relative Permeationskonstanten zu Versuchsende („Endkonstanten") von Melosira varians mit und ohne Azidzusatz.*

Diosmotikum	Kontrolle	Azid 10^{-3} M	Azid 10^{-2} M
(Saccharose, 6 Std)	(0,044)	(0,009 = 20%)	(0,005 = 12%)
Erythrit (6 Std)	0,196	0,116 = 59%	0,123 = 63%
Malonamid (4 Std)	0,589	0,241 = 41%	0,262 = 44%
Harnstoff (3 Std)	0,845	0,390 = 46%	0,412 = 49%
Glycerin (2 Std)	1,108	0,547 = 49%	0,603 = 59%
Methylharnstoff (1 Std) . . .	1,698	1,073 = 59%	1,162 = 61%
Äthylenglykol (9 min)	12,01	8,51 = 71%	9,16 = 76%
Acetamid (5 min)	18,79	13,49 = 72%	14,34 = 76%

Bei Erythrit, Malonamid, Harnstoff, Glycerin und Methylharnstoff aber beginnen die „Azid"-Kurven *über* den Kontrollkurven, d. h. die *Anfangskonstanten* sind in Azidgegenwart erhöht (Tabelle 3).

Besonders klar tritt diese Beziehung in Azid 10^{-2} M zutage: Je langsamer ein Stoff eindringt, d. h. je geringer seine „PK", desto stärker wird sie anfänglich durch Azidzusatz erhöht — im Falle des Erythrits um das 6,4fache! Die Abweichung der schnell eindringenden Substanzen Glykol und Acetamid von dieser Regel ist nur eine *scheinbare*; offenbar

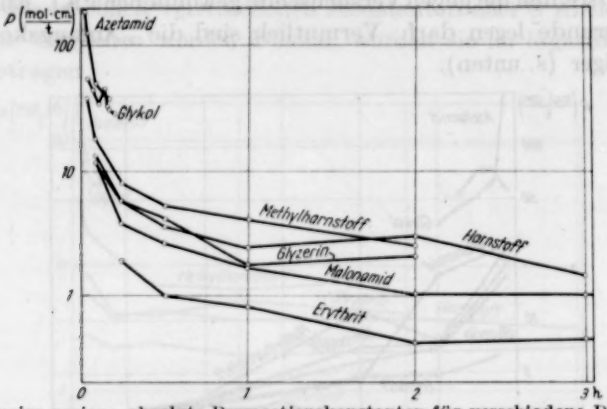


Abb. 6. *Melosira varians*, absolute Permeationskonstanten für verschiedene Diosmotika in Gegenwart von Natriumazid 10^{-3} mol/l. Ordinate: P in mol · cm/t; Abszisse: Versuchsdauer in Stunden.

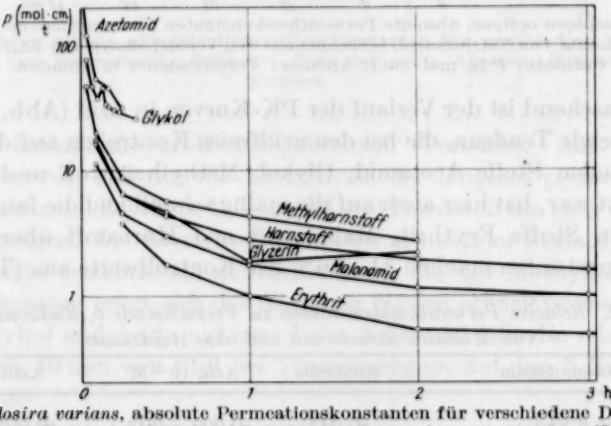


Abb. 7. *Melosira varians*, absolute Permeationskonstanten für verschiedene Diosmotika in Gegenwart von Natriumazid 10^{-2} mol/l. Ordinate: P in mol · cm/t; Abszisse: Versuchsdauer in Stunden.

ereignet sich hier die Erhöhung der PK bereits so frühzeitig (und kurzfristig), daß sie aus technischen Gründen nicht gemessen werden kann.

Diese Erhöhung der Anfangs-PK in Azidgegenwart darf jedoch *nicht* als wirkliche *Permeabilitätserhöhung* verstanden werden; sie ist lediglich der unberechtigten Anwendung der Formel COLLANDERs zuzuschreiben: In der Formel

$$P' = \frac{1}{t} \ln \frac{c}{c - x}$$

Tabelle 3. *Relative Permeationskonstanten zu Versuchsbeginn („Anfangskonstanten") von Melosira varians mit und ohne Azidzusatz.*

Diosmotikum	Kontrolle	Azid 10^{-3} M	Azid 10^{-2} M
(Saccharose, (30 min)	(0,031)	(0,0)	(0,0)
Erythrit (15 min)	0,157	0,507 = 320%	0,999 = 640%
Malonamid (5 min)	0,750	3,13 = 420%	3,06 = 400%
Harnstoff (5 min)	1,600	3,21 = 200%	4,43 = 280%
Glycerin (5 min).	2,32	3,42 = 140%	4,68 = 200%
Methylharnstoff (2 min) . . .	9,12	10,58 = 120%	12,91 = 130%
Äthylenglykol (2 min)	25,85	14,73 = 57%	20,10 = 77%
Acetamid (1 min)	61,57	50,87 = 83%	55,24 = 90%

ist c die „Gleichgewichtskonzentration" und wird hier der in der Außenlösung herrschenden Konzentration gleichgesetzt. x ist die jeweilige Konzentration des Diosmotikums im Zellsaft und wird berechnet als Differenz der „temporären O_g-Werte" des betreffenden Stoffes und des O_g-Wertes der Saccharose-Lösung, also

$$x = O_g \text{ (Diosmotikum)} - O_g \text{ (Saccharose)}.$$

Daher wird die Formel praktisch in der folgenden Fassung verwendet:

$$P' = \frac{1}{t} \ln \frac{O_g \text{ (Diosmotikum)}}{O_g \text{ (Saccharose)}}.$$

Das Verhältnis O_g (Diosmotikum) : O_g (Saccharose) liegt aber zu Versuchsbeginn vor allem bei langsam eindringenden Stoffen nahe dem Wert 1, dessen natürlicher Logarithmus gleich 0 ist. In Gegenwart von Azid muß nun an Stelle von O_g (Saccharose, Kontrolle) der um 10—20% niedrigere Wert für O_g (Saccharose, Azidversuch) eingesetzt werden. Der Wert für O_g (Diosmotikum, Azidversuch) verringert sich aber höchstens um den gleichen numerischen Betrag, da ja das Azid auch in Gegenwart von Lösungen permeierender Stoffe die nichtosmotisch gebundene Wassermenge „entbindet". Dadurch wird das Verhältnis O_g (Diosmotikum, Azidversuch) : O_g (Saccharose, Azidversuch) zur gleichen Zeit deutlich *größer* als in der Kontrolle. Da die natürlichen Logarithmen für die Numeri von 1 bis 2 von 0,00 auf 0,69 ansteigen, liegen die PK *scheinbar* außerordentlich viel höher, und zwar am meisten bei den langsam permeierenden Stoffen, d. h. in der Reihenfolge:

Erythrit > Malonamid > Harnstoff > Glycerin > Methylharnstoff

(vgl. Tabelle 3).

Anders, sobald das Diosmotikum in größeren Mengen eindringt und die Binnenkonzentration merklich erhöht. O_g (Diosmotikum, Kontrolle) hat jetzt um einen bestimmten Betrag zugenommen, das Verhältnis zu O_g (Saccharose, Kontrolle) ist erhöht (multipliziert mit dem Faktor $1/t$ ergibt sich nun eine PK, die im Idealfalle gleich der anfänglich gemessenen ist). In den Azidversuchen ist O_g (Dismotikum, Azid) meist um den gleichen Betrag gestiegen. Die Differenz zwischen O_g (Diosmotikum,

Kontrolle): O_g (Saccharose, Kontrolle) einerseits und O_g (Diosmotikum, Azidversuch): O_g (Saccharose, Azidversuch) andererseits wird wieder geringer, d. h. die PK wird gegenüber der Kontrolle wieder kleiner. Dieser Effekt muß um so früher eintreten, je schneller der Stoff eindringt; in der Tat wurden folgende Zeiten festgestellt, zu denen die PK (Kontrolle) gleich der PK (Azidversuch) war: Erythrit 120′. Malonamid 60′, Harnstoff 30′, Glycerin 30′, Methylharnstoff 15′, Äthylenglykol und Acetamid 0.

Die anfängliche Überhöhung der PK ist ebenso wie ihr späteres Absinken gewissermaßen ein Rechenartefakt, hervorgerufen durch die Notwendigkeit, bei der Berechnung von x den O_g-Wert für Saccharose in azidhaltiger Lösung einzusetzen, einen Wert, der wegen Abgabe des vordem nichtosmotisch festgehaltenen Wassers erheblich niedriger als der Kontrollwert liegt. Damit ist zugleich offenkundig, daß die Berechnung von PK nach der Formel COLLANDERS *weder für die Azidversuche noch für die Kontrollen statthaft* ist, sobald neben den osmotischen Prozessen noch nichtosmotische Aufnahmevorgänge ablaufen.

Das gleiche gilt für das merkwürdige Faktum, daß die End-PK im Versuch mit 10^{-2} M Azid regelmäßig etwas höher liegen als in 10^{-3} M: Wie Abb. 3 zeigt, laufen die Kurven für die Veränderung der O_g-Werte recht genau parallel, nur liegt die 10^{-2}-Kurve um den gleichen numerischen Betrag von durchschnittlich 0,025 M *unter* der 10^{-3}-Kurve. Dieses ist genau der Betrag, um den auch der O_g-Wert für Saccharose in 10^{-2} M Azid niedriger ist als in 10^{-3} M. Da er vom temporären O_g-Wert der betreffenden Diosmotika abgezogen wird (Formel 2), ist x stets um den gleichen Betrag niedriger und P', dem natürlichen Logarithmus des Bruches $\frac{c}{c-x}$ entsprechend *höher*.

Die Permeabilität bzw. Stoffaufnahme wird also durch stärkere Azidgaben in Wirklichkeit *nicht erhöht*.

Gesonderter Betrachtung bedarf die starke Herabsetzung, die die *End*konstanten durch Azidzusatz gegenüber der Kontrolle erfahren. Wie Tabelle 2 zeigt, liegt sie zwischen 24 und 88%. Es liegt nahe, hierin eine Permeabilitätsherabsetzung durch Azid zu sehen. Diese Interpretation ist indessen nicht stichhaltig:

Bereits in den azid*freien* Stoffaufnahmeversuchen fallen die PK-Werte mehrerer Diosmotika mit fortschreitender Versuchsdauer ab. Dieser Abfall kann entweder als Permeabilitätsherabsetzung durch „osmotische Schädigung" gedeutet werden oder aber als Hemmung der nichtosmotischen Stoffaufnahme infolge Beeinträchtigung der Mitochondrien-Aktivität durch starke Hypertonie (LATIES 1954). In den Azidversuchen ist das Bild grundsätzlich das gleiche; die Kurven verlaufen durchaus ähnlich, nur liegen sie etwas tiefer (die anfängliche

Überhöhung kann als nur vorgetäuscht nunmehr außer Betracht bleiben, vgl. S. 137). Das Azid *verstärkt* also lediglich die Herabsetzung der PK bzw. der nichtosmotischen Stoffaufnahme.

Vergleicht man aber die PK-Kurven für die beiden Azidkonzentrationen, so fallen sie fast vollständig zusammen; wenn eine Differenz zu beobachten ist, so liegt die 10^{-2}-Kurve *über* der 10^{-3}-Kurve. Wollte man dem Azid eine *permeabilitäts*herabsetzende Wirkung zuerkennen, so würde es unverständlich bleiben, weshalb die stärkere Aziddosis den Effekt nicht mehr verstärken kann, obgleich doch noch eine sehr ansehnliche Permeabilität vorhanden ist und somit aufgehoben werden kann. So ist z. B. die PK für Glykol bei 10^{-2} M Azid noch immer $34{,}1 \cdot 10^{-4}$ und damit noch immer höher als bei vielen anderen Objekten.

Plausibler ist es, den Angriffspunkt des Azids in einer nichtosmotischen Aufnahme der gelösten Stoffe zu sehen: diese wird dann sowohl durch Hypertonie (in den azidfreien Versuchen) beeinträchtigt als auch durch Azid, das sie bereits bei 10^{-3} M vollständig zum Erliegen bringt. Stärkere Aziddosen müssen darum wirkungslos bleiben, weil keine nichtosmotische Anelektrolytaufnahme mehr vorhanden ist. Die osmotische Aufnahme der gelösten Stoffe hingegen kann nach wie vor und mit hoher (unverfälschter?) PK ablaufen

Die nichtosmotische Wasseraufnahme dürfte demgegenüber durch Azid 10^{-3} M noch nicht vollständig verhindert werden: In 10^{-2} M Azid liegen die O_g-Werte für alle Stoffe zu allen Meßzeiten immer um den gleichen Betrag von 0,025 M *unter* den Werten für die geringere Konzentration; die stärkere Aziddosis beseitigt hier gleichmäßig den noch bestehenden Rest der nichtosmotischen Wasseraufnahme.

Damit erweist sich die gesamte Anelektrolytaufnahme der Diatomeen als vielfältig zusammengesetzt:

1. Osmotische Stoffaufnahme gelöster Anelektrolyte = Anelektrolyt-Permeation. Sie ist ein physikalischer Prozeß und wird durch Stoffwechselgifte höchstens mittelbar beeinflußt.

2. Osmotische Wasseraufnahme = Wasserpermeation. Für sie gilt das unter 1. Gesagte.

3. Nichtosmotische Aufnahme gelöster Anelektrolyte. Sie wird durch Stoffwechselgifte (Koppelungsgifte) herabgesetzt bzw. aufgehoben; ihr Anteil an der Gesamtaufnahme dürfte wenigstens 20—60% ausmachen (vgl. Tabelle 2). Sie kann auch anderweitig beeinflußt werden, z. B. durch Hypertonie-Auswirkungen, die vermutlich den gleichen Angriffspunkt haben, nämlich den Energiestoffwechsel (Laties 1954).

4. Nichtosmotische Wasseraufnahme. Diese ist ebenfalls stoffwechselabhängig und kann somit durch Stoffwechselgifte verhindert werden. Ihr Betrag ist ziemlich konstant und fällt daher je nach dem Ausmaß der Gesamtaufnahme mehr oder weniger ins Gewicht: bei schnell

permeierenden Stoffen wenig (etwa 1%), bei langsam eindringenden sehr erheblich, bei Saccharose zu etwa 80—90%.

Daß die Verknüpfung dieser verschiedenen Prozesse noch sehr wenig durchsichtig ist, lehren die Kurven für die Glykol-PK in Azidgegenwart (Abb. 6 und 7). Hier wird die allgemeine fallende Tendenz nach 8 min durch einen deutlichen Wiederanstieg unterbrochen, der dann nach einer weiteren Minute bereits wieder beendet ist. Interessant ist, daß Elo an *Licmophora* einen ganz analogen Glykoleffekt beobachtet hat, jedoch ohne Azidzusatz (Abb. 5).

γ) Permeabilitätsreihen. Zum Abschluß sei noch kurz auf die Frage eingegangen, inwieweit die aus den PK zusammenzustellenden Permeabilitätsreihen mit den „theoretischen" PR übereinstimmen, die aus den empirischen Malonamidkonstanten an Hand der Konstanten *a* und *b* nach Bogen (1950) erhalten werden; eine ausführliche Diskussion möchten wir einer späteren Mitteilung vorbehalten.

Allgemein ist zu sagen, daß die aus den *Anfangs*-PK der azidfreien Kontrollen gewonnenen PR den theoretischen am besten entsprechen: qualitativ besteht (außer daß Harnstoff und Glycerin ihre Positionen vertauschen) vollständige Übereinstimmung. Quantitativ liegen die experimentellen Werte, soweit sie nicht gleich den theoretischen sind, um etwa 30—60% zu niedrig — eine recht geringfügige Abweichung. Dabei muß natürlich von der extrem hohen Konstanten für Saccharose abgesehen werden.

Bei den *End*-PK sind die Abweichungen stärker (z. B. Erythrit 162%, Harnstoff 30% der theoretischen Werte).

Noch weniger stimmen die PR der Azidversuche mit den entsprechenden theoretischen Reihen überein (28—227%). Das ist in der Hauptsache darauf zurückzuführen, daß die PK (Malonamid), die Bezugsgröße für die Berechnung der theoretischen PK, durch Azid weniger stark herabgesetzt wird als die Konstanten der übrigen Stoffe.

Diese Tatsachen erscheinen zunächst befremdend, denn wenn in den Azidversuchen die nichtosmotischen Komponenten der Stoffaufnahme ausgeschaltet wurden, sollte ja das „reine" Permeationsverhalten stärker zutage treten, und man sollte füglich eine bessere Übereinstimmung erwarten können. Es muß jedoch berücksichtigt werden, daß die theoretischen Permeationsgeraden (Bogen 1950), aus denen die Berechnungskonstanten *a* und *b* abgeleitet wurden, ja die *Gesamt*aufnahme widerspiegeln, soweit sie plasmolytisch erfaßt wird. Sie begreifen also nichtosmotische Prozesse wenigstens teilweise mit ein. Unter diesem Gesichtspunkte war vorauszusagen, daß die azidfreien Anfangs-PK den Erwartungen der Theorie am besten entsprechen würden.

C. Diskussion.

Die wichtigsten Ergebnisse der Untersuchungen lassen sich wie folgt zusammenfassen:

1. Die Diatomeen verfügen über einen physiologischen, vom Funktionieren des Stoffwechsels abhängigen Mechanismus, mit dessen Hilfe sie Wasser auf nichtosmotischem Wege in die Vacuole befördern und dort gegen ein osmotisches Gefälle festhalten hönnen. Dieser Mechanismus kommt vollständig zum Erliegen, sobald durch Stoffwechselgifte (Entkoppelung der Phosphorylierungen, Blockierung der Cytochrom-Oxydase) die energetische Nutzung der Stoffwechselvorgänge verhindert wird.

Diese nichtosmotische Wasseraufnahme entspricht vollständig derjenigen, die an Zellen höherer Pflanzen beobachtet wurde (Bogen 1953, Bogen u. Prell 1953, plasmometrisch an *Oenothera*, *Rhoeo*, *Taraxacum* — ferner Hackett u. Thimann 1952, 1953, Bonner u. Mitarb. 1953, gravimetrisch an Kartoffelgeweben, *Avena*-Koleoptilen u. a., weitere Literatur bei Bogen 1954).

2. Die nichtosmotische Wasseraufnahme ist nicht lediglich ein Regulationsmechanismus, der erst dann einsetzt, wenn die Zelle durch isotonische oder schwach hypertonische Medien in ihrer normalen Wasserführung beeinträchtigt wird. Sie läuft vielmehr auch in der turgeszenten Zelle beständig ab. Das hat zur Folge, daß vom Gesamtwasser der Vacuole ein ansehnlicher Anteil (10—30%) als „osmotisch unwirksames" Wasser festgelegt wird.

Die nichtosmotische Wasserführung der Diatomeenzelle ist gleichfalls den Befunden an *Rhoeo* und *Taraxacum* an die Seite zu stellen. Indessen besteht ein Unterschied gegenüber den höheren Pflanzen: bei diesen verläßt das „nichtosmotische" Wasser unter der Einwirkung der Stoffwechselgifte die Zelle nur zögernd im Verlaufe mehrerer Stunden, die Diatomeenzelle hingegen gibt es schlagartig innerhalb weniger Minuten oder Sekunden ab.

3. Auch die Aufnahme gelöster Anelektrolyte erfolgt nicht ausschließlich auf osmotischem Wege: ein großer Teil der Gesamtaufnahme (30—80%) ist abhängig vom Stoffwechsel und kann durch die gleichen Stoffwechselgifte blockiert werden. Da diese Art der Aufnahme weitgehend unabhängig von der Konzentration ist, sind damit die beiden Kriterien einer nichtosmotischen Aufnahme gegeben (Rosenberg u. Wilbrandt 1952).

Dieser Befund steht im Einklang mit zahlreichen Versuchsergebnissen anderer Autoren (Literatur bei Bogen 1954). Seine besondere Bedeutung erhält er durch das Ausmaß dieser nichtosmotischen Aufnahme: sie ist hier so groß, daß sie auch im plasmolytischen Versuch leicht und deutlich nachgewiesen werden kann.

4. Die Permeabilität wird, wie zu erwarten, von den Stoffwechselgiften nicht verändert.

Von besonderer Wichtigkeit wird es sein, über die bloße Konstatierung nichtosmotischer Aufnahmeprozesse hinaus, so bedeutungsvoll sie auch sein möge, zur Kausalanalyse der Phänomene vorzudringen. Die Frage nach den Wirkungsmechanismen kann mit den hier vorgelegten Versuchsdaten nicht beantwortet werden; es erscheint wenig aussichtsreich, sie allein durch Handhabung plasmolytischer Methoden befriedigend zu lösen. Immerhin dürfen wir annehmen, daß derjenige Teil des Stoffwechsels, dessen Funktionieren die nichtosmotischen Aufnahmeprozesse möglich macht, nicht die Atmung als Ganzes ist. DNP, das im angewendeten Konzentrationsbereich die respiratorische Sauerstoffaufnahme sogar stimuliert, verhindert zumindest die nichtosmotische Wasseraufnahme. Andererseits läßt KCN in analogen Versuchen, über die a. a. O. berichtet werden wird, die nichtosmotische Stoffaufnahme unverändert, obgleich es die „Endatmung" blockiert. Wahrscheinlich sind es die Phosphorylierungen, die maßgeblich beteiligt sind und durch Azid und DNP von den Oxydationen entkoppelt werden. In welcher Weise die energiereichen Phosphate eingreifen, ob in enzymatische Prozesse (Rosenberg u. Wilbrandt) oder in Faltungsvorgänge der Trägerproteine (Goldacre 1952), kann nur durch Anwendung völlig anderer Methoden aufgeklärt werden. Dabei muß auch die Rolle der Chondriosomen, die Orte der ATP-Bildung sind, berücksichtigt werden.

Ferner werden die physikalischen Grundlagen für die „nichtosmotische Wasserführung" in der Vacuole zu untersuchen sein. Es kann vorerst noch nicht geklärt werden, inwieweit sich das „nichtosmotische" Wasser in besonderer physikalischer oder chemischer Bindung befindet, ob ein Gleichgewicht zwischen „osmotischem" („freiem") und „nichtosmotischem" („gebundenem") Wasser besteht, ob ein Teil der Stoffwechselenergie dazu verwendet wird, das chemische Potential des gesamten Zellsaftes zu verändern usw. Hier wird ebenfalls die Benutzung besser geeigneter Methoden angestrebt.

Unbeschadet der Tatsache, daß Kausalvorstellungen, die über das Formale (z. B. „carrier"-Theorie) hinausgehen, noch nicht bestehen, kann die Bedeutung der hier nachgewiesenen nichtosmotischen Aufnahmemechanismen für Fragen der Wasserführung und der Stoffaufnahme bereits mit Erfolg diskutiert werden.

a) Die Wasserführung der Zelle.

Sie enthält offenkundig eine osmotische und eine nichtosmotische Komponente. Obwohl der Anteil der letzteren 30% kaum übersteigen dürfte, kommt ihm doch eine besondere physiologische Bedeutung zu, da er von seiten der Zelle nachdrücklicher regu-

liert werden kann als die rein physikalische Komponente. Ihr Anteil kann mit den herkömmlichen Mitteln kaum erfaßt werden, denn mit der kryoskopischen Methode bestimmt man lediglich die Gesamtkonzentration an gelöster, osmotisch wirksamer Substanz, ohne daß die (bei der Preßsaftgewinnung vernichtete) nichtosmotische Komponente des Wassers zum Ausdruck käme; mit den plasmolytischen Methoden aber erhält man nur einen „scheinbaren" osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse, der wegen des miterfaßten Betrages an nichtosmotischem Wasser in der Regel viel zu hoch ausfällt. Ein drastisches Beispiel (S. 131) zeigte, daß zwei verschiedene Lösungen in der physikalischen Bestimmung den gleichen osmotischen Wert hatten, obwohl sich die eine mit 0,345, die andere mit 0,268 M Saccharose im „osmotischen" Gleichgewicht befand. Wenn man künftig bei physiologischen Fragestellungen auf Wassergehalt und Wasserführung Bezug nehmen will, wird es unerläßlich sein, gerade die nichtosmotische „physiologische" Komponente zu ermitteln und gebührend in Rechnung zu stellen.

b) Stoffaufnahme.

Diese ist, wie auf S. 141 ausgeführt, vierfach zusammengesetzt aus 1. osmotischer Anelektrolytaufnahme (Permeation), 2. nichtosmotischer Anelektrolytaufnahme, 3. osmotischer Wasseraufnahme („Wasserpermeabilität") und 4. nichtosmotischer Wasseraufnahme, wobei die beiden nichtosmotischen Komponenten ihrerseits wieder komplexer Natur sein mögen. Es ergibt sich mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit, daß weder der sog. Plasmolysegrad noch der „osmotische Wert bei Grenzplasmolyse" (O_g-Wert) eindeutig und ausschließlich osmotisch bedingt ist:

1. Je größer die Aktivität der nichtosmotischen Wasseraufnahme, desto höher fällt der scheinbare osmotische Wert aus — trotz gleichbleibendem wirklichem osmotischem Wert.

2. Eine Erhöhung des scheinbaren osmotischen Wertes kann fernerhin herbeigeführt werden durch eine nichtosmotische Aufnahme gelöster Stoffe, die *unabhängig vom Konzentrationsgefälle* ist (hierzu NEUBER, unveröff.). Selbst wenn man die nichtosmotische Wasseraufnahme aufheben und damit die wirkliche Zunahme an gelöster Substanz in der Vacuole bestimmen könnte, würde diese immer noch schneller erfolgen als der bloße *osmotische* Ausgleich des Konzentrationsgefälles. Eine Berechnung von PK muß damit notwendigerweise zu überhöhten Werten führen. Die Anwendung aller Formeln, die auf dem FICKschen Diffusionsgesetz basieren, verbietet sich also immer dann, wenn nichtosmotische Vorgänge nicht ausgeschaltet worden sind bzw. werden können.

Bei den Diatomeen beeindruckt insbesondere, daß die hohe *Zucker*permeabilität nur vorgetäuscht wird und zu 80—90% auf nichtosmotischer Wasseraufnahme beruht. Der Diatomeentyp der Permeabilität ist also

gar kein *spezifischer Permeabilitätstyp*, sondern spiegelt lediglich eine besondere Stoffwechseleigentümlichkeit wider. Er muß als Permeabilitätstyp endgültig aufgegeben werden, und alle an ihn geknüpften Spekulationen sind hinfällig geworden. Dabei darf jedoch nicht vergessen werden, daß die Auffindung dieses Objektes das Verdienst der vergleichenden Permeabilitätsforschung ist; die Fehlinterpretation hatte insofern durchaus einen heuristischen Wert, als sie Veranlassung gab, die Verhältnisse unter physiologischen Gesichtspunkten genauer zu untersuchen, womit die Aufdeckung der nichtosmotischen Aufnahmeprozesse möglich wurde.

Die Aufnahme von Stoffen mit *kleineren Molekeln* kann bei den Diatomeen bis zu 60% auf nichtosmotischem Wege erfolgen. Diese Beträge müssen ebenso wie die nichtosmotische Wasseraufnahme von der Gesamtaufnahme abgezogen werden, wenn man die reine Permeationskonstante berechnen will. Es ist danach einleuchtend, daß nicht allein die PK für Saccharose, sondern auch die PK aller übrigen Stoffe und damit die *gesamte Permeabilitätsreihe der Diatomeen* wenig Anspruch auf Verläßlichkeit haben, da es nicht statthaft ist, sie als reine PK zu interpretieren. Jede aus ihnen abgeleitete Folgerung hinsichtlich der Permeabilitätsverhältnisse und jede Stellungnahme zur Theorie der Permeabilität muß mit sehr großer Vorsicht bewertet werden und bedarf zum Teil dringend einer Revision.

Das gilt augenscheinlich über den hier behandelten Fall der Diatomeen und ihrer „extrem hohen Zuckerpermeabilität" hinaus auch für viele höhere Pflanzen, nachdem sich herausgestellt hat, daß auch bei diesen die gleichen Prozesse zu beobachten sind (Bogen u. Prell 1953, Bogen 1954, Neuber unveröff.). Das zeigt, wie berechtigt die Feststellung Ruhlands war:

„Solange noch kein Einblick in die Ursachen gewonnen ist, die den plasmometrischen Beobachtungen zugrunde liegen, wird die vergleichende Charakteristik durchaus anfechtbar bleiben, so sehr sie im letzten Grunde erstrebenswert erscheint. Entscheidend bleibt, daß uns erst die *kausale Behandlung* (neuer zellphysiologischer Tatsachen) in der Erkenntnis des Wesens der Permeabilität und der sie bedingenden plasmatischen Strukturen zu fördern vermag" (Ruhland, Ullrich und Endo 1938).

Während so die Bedeutung der Befunde für die Fragen der Stoffaufnahme und der „vergleichenden Permeabilitätsforschung" bereits deutlich geworden ist, wird es Aufgabe künftiger Untersuchungen sein, die Mechanismen der physiologischen Stoffaufnahme und ihre Koppelung mit dem Energie- und Stoffwechsel der Zelle näher zu charakterisieren.

Zusammenfassung.

An *Melosira varians* C. A. Ag. und *Melosira arenaria* Moore wurde mit der grenzplasmolytischen Methode untersucht, inwieweit der osmotische Wert und die Stoffaufnahme der Zellen in Gegenwart der Stoffwechselgifte Natriumazid und Dinitrophenol verändert werden.

1. Der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse (O_g-Wert) in Saccharoselösung sinkt bereits 2 min nach Zugabe der Stoffwechselgifte regelmäßig um 11—18% ab, wobei die höheren Giftkonzentrationen stärkere Effekte zeitigen. Diese Abnahme verstärkt sich im weiteren Verlauf der Versuche noch auf 22—30%. Sie ist nicht die Folge einer Exosmose von Vacuoleninhaltsstoffen, sondern beruht auf der Abgabe einer gewissen Wassermenge, die mit nichtosmotischen Kräften in der Vacuole festgehalten wurde. Die Stoffwechselgifte vernichten diese nichtosmotischen Kräfte.

2. In Azid- bzw. DNP-freier Saccharoselösung nimmt der O_g-Wert im Verlaufe der Versuche schnell zu. Diese Zunahme, die bisher als Saccharose-Endosmose interpretiert wurde („hohe Saccharosepermeabilität" der Diatomeen, Marklund, Elo, Höfler), wird durch Azid und DNP vollständig aufgehoben. Es wird nachgewiesen, daß ihr keine wirkliche Erhöhung der Konzentration osmotisch wirksamer Substanz zugrunde liegt: Mikro-Dampfdruckbestimmungen nach Rast zeigen keine Differenz zwischen Azidversuch und Kontrolle, obgleich die Differenzen im O_g-Wert bis zu 0,154 mol/l betragen können. Die Zunahme ist die Folge einer nichtosmotischen Wasseraufnahme.

3. Azid setzt die „Permeationskonstanten" von Erythrit, Malonamid, Glycerin, Harnstoff, Methylharnstoff, Äthylenglykol und Acetamid (nach anfänglicher Erhöhung) um 30—60% herab, d. h. stärker, als wenn nur die nichtosmotische Wasseraufnahme verhindert würde. Es kann gezeigt werden, daß das Azid die Permeabilität und damit die osmotische Stoffaufnahme nicht verringert, daß aber daneben noch nichtosmotische Aufnahmemechanismen für die genannten Diosmotika bestehen, die durch Azid außer Kraft gesetzt werden.

4. Die Gesamtaufnahme der Diatomeen setzt sich mithin zusammen aus (1) osmotischer Wasseraufnahme, (2) nichtosmotischer Wasseraufnahme, (3) osmotischer Aufnahme gelöster Stoffe, (4) nichtosmotischer Aufnahme gelöster Stoffe. Alle 4 Teilprozesse werden grenzplasmolytisch als Erhöhung des O_g-Wertes erfaßt. Für Permeabilitätsbestimmungen dürfen jedoch nur (1) und (3) berücksichtigt werden. Daher führen Berechnungen von Permeationskonstanten, die auf der gesamten Erhöhung des O_g-Wertes basieren, zu verfälschten (überhöhten) Werten.

5. In der Diskussion wird darauf hingewiesen, daß die Besonderheiten der Stoffaufnahme bei den Diatomeen, vor allem die (scheinbare) hohe Zuckeraufnahme, nicht auf Permeabilitätseigenschaften zurückgeführt

werden dürfen. Der „spezifische Diatomeen-Typ der Permeabilität" ist kein *Permeabilitäts*typ, sondern ein Ausdruck für gewisse Stoffwechseleigentümlichkeiten, die zu einer nichtosmotischen Stoffaufnahme führen. Ferner werden die Bedeutung der nichtosmotischen Wasserführung für die Zelle und die Mechanismen der nichtosmotischen Stoffaufnahme besprochen.

Anmerkung bei der Korrektur. Inzwischen konnten die Ergebnisse an Hand von Bestimmungen des wirklichen osmotischen Wertes im Mikroosmometer nach Hinzpeter voll bestätigt werden: Die Zunahme der O_g-Werte ist im Saccharose- und im Harnstoffversuch wesentlich größer als die Zunahme der Osmometerwerte; des weiteren ist im Acidversuch die Zunahme des wirklichen osmotischen Wertes geringer als im acidfreien Kontrollversuch.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danken wir für die Unterstützung der Untersuchungen.

Literatur.

Bogen, H. J.: Planta (Berl.) **38**, 65 (1950); **42**, 140 (1953). — Fortschr. Bot. **15**, 212 (1954). — Bogen, H. J., u. H. Prell: Planta (Berl.) **41**, 459 (1953). — Bonner, J., R. S. Bandurski u. A. Millerd: Physiol. Plantarum (Copenh.) **6**, 511 (1953). — Collander, R., u. H. Bärlund: Acta bot. fenn. **11**, 1 (1953). — Elo, J. E.: Ann. bot. Soc. zool.-bot. fenn. „Vanamo" **8**, 6 (1937). — Fitting, H.: Jb. Bot. **56**, 1 (1915); **57**, 553 (1917). — Goldacre, R. J.: Internat. Rev. Cytol. **1**, 135 (1952). — Hackett, D. P., and K. V. Thimann: Amer. J. Bot. **39**, 553 (1952); **40**, 183 (1953). — Hämmerling, J.: Biol. Zbl. **51**, 633 (1931). — Höfler, K.: Ber. dtsch. bot. Ges. **58**, 97 (1940). — Hinzpeter, A.: Naturwiss. **39**, 481 (1952). — Laties, G. G.: J. of Exper. Bot. **5**, 49 (1954). — Marklund, G.: Acta bot. fenn. **18**, 1 (1936). — Rast, K.: Ber. dtsch. chem. Ges. **54** (II), 1979 (1921). — Rosenberg, Th., and W. Wilbrandt: Internat. Rev. Cytol. **1**, 65 (1952). — Ruhland, W., H. Ullrich u. S. Endo: Planta (Berl.) **27**, 650 (1937). — Ursprung, A.: Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Bd. 11/4, S. 1236 (1939).

Prof. Dr. H. J. Bogen, Marburg a. d. Lahn,
Botanisches Institut der Universität.

Planta, Bd. 45, S. 147—165 (1955).

Aus dem Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung, Abteilung für Pflanzenbau und Züchtungsbiologie, Neuhof bei Gießen.

VERGLEICHEND CYTOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AN DEN RUHE- UND ARBEITSKERNEN VERSCHIEDENER PFLANZLICHER GEWEBE.

Von

WERNER GOTTSCHALK.

Mit 14 Textabbildungen.

(Eingegangen am 28. Oktober 1954.)

A. Einleitung.

Über den Ablauf der Differenzierung meristematischer Zellen in ihren endgültigen Zustand liegen bis jetzt nur wenige Untersuchungen vor. Ein meristematisches Gewebe setzt sich aus gleichwertigen, bezüglich ihrer genetischen Komponenten identischen Zellen zusammen, die sich im Verlauf der Ontogenese zu morphologisch und physiologisch extrem verschiedenartigen Bausteinen des Organismus entwickeln können. Die Ursachen hierzu mögen in erster Linie auf biochemischem und zell- bzw. kernphysiologischem Sektor liegen. Es sind jedoch auch auf cytologischem Gebiet bereits gewisse Ansätze erarbeitet worden, die bestimmte Korrelationen zwischen dem Differenzierungsgrad einer Zelle und dem Chromosomenbestand bzw. der Chromosomenstruktur ihres Kerns erwiesen haben. In diesem Zusammenhang sind vor allem die Arbeiten von GEITLER (1939, 1948, 1954) zu nennen, in denen nachgewiesen wurde, daß die Chromosomenzahl innerhalb eines Organismus nicht in allen Geweben gleichartig sein muß. Es kann vielmehr eine gesetzmäßige Chromosomenverdoppelung bzw. -vervielfachung in bestimmten pflanzlichen und tierischen Geweben auf dem Wege der Endomitose zustande kommen. Für einige Gewebe, z. B. für die Tapetenzellen der Antheren pflanzlicher Objekte oder für die Speicheldrüsenchromosomen der Dipteren, steht eine unmittelbare Beziehung zwischen der Chromosomenvermehrung und der Funktion der betreffenden Zelle außer Frage. An den polytänen Chromosomen von *Chironomus*-Larven konnten durch BEERMANN (1952) sogar Beziehungen zwischen der Funktion einer Zelle und der Feinstruktur ihrer Chromosomen aufgezeigt werden. Die bei den Dipteren realisierten günstigen Voraussetzungen, die einen unmittelbaren Vergleich der Struktur bestimmter Chromosomen in verschiedenen Geweben eines Organismus gestatten, sind bei pflanzlichen Objekten nicht gegeben. Trotzdem erscheint es auch an diesem für die Bearbeitung weniger günstigen Material not-

wendig, die mit dem Differenzierungsgeschehen verbundenen empirischen Befunde zu erweitern.

Die größte Schwierigkeit bei der vergleichenden Bearbeitung der Kerne verschiedener pflanzlicher Gewebe liegt darin, daß diese Untersuchungen an bereits fertig differenzierten Zellen oder an Zellen vorgenommen werden müssen, die den Prozeß der Differenzierung gerade durchlaufen, daß also nur *Ruhekerne* bzw. *Arbeitskerne* für diesen Vergleich in Frage kommen. Das Charakteristikum dieser beiden Kernzustände besteht darin, daß die Chromosomen in einer weitgehend entspiralisierten und aufgelockerten Form vorliegen und damit einer cytologischen Untersuchung praktisch nicht zugänglich sind. Bei denjenigen Objekten jedoch, deren Chromosomen heterochromatische Segmente besitzen, werden diese Regionen im Ruhekern zunächst nicht von der Auflockerung betroffen. Sie bleiben vielmehr spiralisiert, sind gut färbbar und können als sog. *Chromocentren* für vergleichende Untersuchungen verschiedener Kerntypen herangezogen werden. Die vorliegende Arbeit beschränkt sich auf Objekte, die in ihren Ruhekernen derartige Chromocentren besitzen.

B. Material und Methode.

Die vorliegende Arbeit wurde an den Ruhe- und Arbeitskernen verschiedener pflanzlicher Gewebe der Gattungen *Datura*, *Physalis* und *Solanum* vorgenommen. Zur Untersuchung kamen verschiedene Regionen des Sprosses, die Zellen der Blatt-, Frucht- und Stengelepidermis in verschiedenen ontogenetischen Entwicklungsstadien, ferner das Antherengewebe und junge Keimwurzeln. Die Gewebearten des Sproßsystems wurden in Form von Handschnitten verarbeitet, die von Frischpflanzen angefertigt wurden. Diese Schnitte wurden ohne vorherige Fixierung mit einer gesättigten Essigsäure-Karmin-Lösung unter Eisenzusatz nach GEITLER (1949) auf dem Objektträger gefärbt. Wurzelspitzen und Antheren wurden in Carnoy 3:1 fixiert, mit dem oben angegebenen Farbgemisch gefärbt und als Quetschpräparate verarbeitet. Diese Methodik erschwert zwar die Bestimmung der Gewebezugehörigkeit einzelner Zellen, macht sie in manchen Fällen sogar unmöglich, sie gibt jedoch einen guten Einblick in die strukturellen Verhältnisse der Kerne. Daneben wurden noch einige Wurzelspitzen in Carnoy 3:1, verbunden mit Essigsäure-Karmin im Verhältnis 2,5:1 fixiert und gleichzeitig gefärbt. Sie wurden als ungequetschte Präparate verarbeitet. Es konnte auf diese Weise die im Quetschpräparat nicht durchführbare Identifizierung der verschiedenen Kerntypen der vordersten Region der Wurzelspitze vorgenommen werden.

Optik: Winkel-Zeiss-Standardmikroskop, Ölimmersion 100fach, Okulare 8- und 12,5fach. Die Mikrophotographien wurden mit der Aufsatzkamera von Winkel-Zeiss hergestellt.

C. Empirischer Teil.

Die der Arbeit zugrunde liegende Fragestellung erfordert den Vergleich der Zellen möglichst vieler Gewebe verschiedenartiger Funktion. Dabei muß festgestellt werden, ob mit dem Ablauf der Differenzierung mikroskopisch faßbare Veränderungen der Kernstruktur verbunden

sind. Es wird also zweckmäßig sein, zunächst die Kerntypen ausdifferenzierter Gewebearten zu erfassen. Im Anschluß daran müssen Untersuchungen an Organen vorgenommen werden, in denen rege Differenzierungsvorgänge ablaufen, in denen sich also neben den meristematischen Ausgangsformen auch Zellen verschiedener Differenzierungsstufen und möglichst viele Typen endgültig ausdifferenzierter Zellen vorfinden. Theoretisch können hierfür alle pflanzlichen Organe in sehr frühen ontogenetischen Entwicklungsstadien verwendet werden, etwa ganz junge Blätter, junge Früchte, vor allem aber Vegetationskegel. In der vorliegenden Arbeit wurden die ersten orientierenden Untersuchungen an den exakt identifizierbaren Geweben der Sproßachse vorgenommen. Die am Sproßsystem erhaltenen Befunde wurden durch die Bearbeitung junger Keimwurzeln und Antheren erweitert.

1. Die Struktur der Arbeitskerne in den Zellen ausdifferenzierter Gewebe der Sproßachse.

a) Die Kerne der Epidermis und ihrer Derivate. Die Epidermis ist für die vorliegende Problemstellung ein besonders günstiges Gewebe, weil sie in verschiedenen Stadien der ontogenetischen Entwicklung der Pflanze bearbeitet werden kann. Da sie bei vielen Objekten mit der Pinzette abgezogen werden kann, bietet sie auch in präparativer Beziehung gewisse Vorteile. Es wurde zunächst die Epidermis verschieden alter *Früchte* von *Solanum lycopersicum* untersucht. Als ontogenetisch jüngstes Entwicklungsstadium wurde die Fruchtknotenepidermis einer soeben befruchteten Blüte verwendet, der Durchmesser ihres Fruchtknotens betrug 1,5 mm. In den sehr kleinen, isodiametrischen Zellen dieses Gewebes laufen noch reichtlich Mitosen ab, die Teilungsrate liegt bei etwa 7%. Das Gewebe kann demnach als meristematisch bezeichnet werden. Die Kerne dieser Zellen enthalten große, sehr deutlich ausgebildete Chromocentren, wie sie in den mitotischen oder prämeiotischen Ruhekernen von Objekten auftreten, deren Chromosomen partiell heterochromatischer Natur sind. Der gleiche Kerntypus tritt auch in der Epidermis junger Tomatenfrüchte auf (Abb. 1). Bei Fruchtgrößen von 4 bzw. 9 mm Durchmesser zeigen die Kerne noch immer den Charakter typisch partiell heterochromatischer Ruhekerne mit großen Chromocentren. Ihre Anzahl läßt sich in den Schnittpräparaten nicht exakt ermitteln, sie liegt aber mit Sicherheit nicht höher als 24, entspricht also der diploiden Chromosomenzahl. In diesem Entwicklungsstadium können noch immer Mitosen nachgewiesen werden, die Teilungsintensität lag jedoch bei insgesamt 1521 ausgezählten Zellen mit 1,4% sehr niedrig. Da eine Vergrößerung der Zellen und Kerne gegenüber den früheren Entwicklungsstadien nicht feststellbar ist, muß bis

zu diesem Abschnitt der Ontogenese in der Epidermis der jungen Frucht eine starke Zellvermehrung stattgefunden haben.

Untersucht man die Epidermis einer mittelalten Frucht mit einem Durchmesser von etwa 3 cm, so sind in den Kernen wohl noch Chromocentren vorhanden, sie sind jedoch deutlich kleiner als die Chromocentren der Kerne früherer Entwicklungsstadien (Abb. 2). Mitosen lassen sich nicht mehr nachweisen. In noch älteren Früchten mit einem Durchmesser von 4 cm und mehr sind in den Epidermiskernen keine

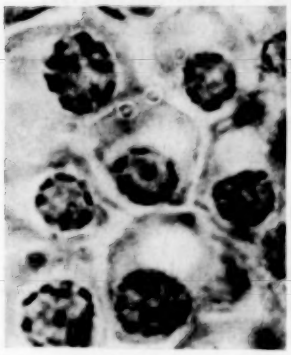


Abb. 1.

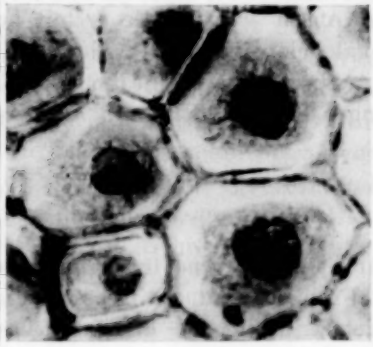


Abb. 2.

Abb. 3.

Abb. 1. Epidermiszellen einer jungen Tomatenfrucht mit einem Durchmesser von 9 mm. Die Zellen besitzen typische chromocentrenhaltige Ruhekerne. (Handschnitt, 1000fach.)

Abb. 2. Epidermis einer mittelalten Tomatenfrucht mit einem Durchmesser von 3 cm. (Handschnitt, 1000fach.)

Abb. 3. Epidermis einer alten Frucht von *Solanum lycopersicum* mit einem Durchmesser von 5 cm. In den Kernen sind keine Chromocentren mehr nachweisbar. (Handschnitt, 1000fach.)

den Chromocentren der jüngeren Entwicklungsstadien vergleichbaren heterochromatischen Elemente mehr vorhanden. Die Zellen haben stark an Volumen zugenommen, während die Kerne in ihrer Größe unverändert geblieben sind. Sie sind von einem dichten, feinkörnigen Chromatingerüst durchzogen, in dem nur noch zwei tief färbbare, kugelförmige Chromocentren hervortreten, die Satelliten der beiden SAT-Chromosomen des Kerns (Abb. 3). Es konnten in den verschiedenen Differenzierungsstadien der Fruchtepidermis keine Endomitosen nachgewiesen werden. Auch die Beobachtung, daß das Kernvolumen im Verlauf dieser Prozesse nicht zugenommen hat, deutet darauf hin, daß die Fruchtepidermis von *Solanum lycopersicum* auch nach ihrer endgültigen Differenzierung noch diploid ist. Die für *S. lycopersicum* beschriebenen Befunde konnten in vollem Maße an den Früchten von *Physalis philadelphica* bestätigt werden.

Die Kerne der Epidermiszellen voll ausdifferenzierter *Blätter* von *S. lycopersicum* enthalten eine große Anzahl kleiner, tief färbbarer Körn-

chen, die nicht mehr als Chromocentren im üblichen Sinne angesprochen werden können. Sie entsprechen eher den Strukturen, die in den meristematischen Ruhekernen von Objekten mit rein euchromatischen Chromosomen vorhanden sind. Nur die Satelliten heben sich wiederum deutlich aus der Masse der übrigen Körperchen heraus. Die gleichen Beobachtungen wurden für die Kerne der Blattepidermis von *Datura suaveolens* gemacht. Untersucht man die *Stengelepidermis* in aufeinanderfolgenden Stadien der Ontogenese, so erhält man die bereits für die Fruchtepidermis beschriebenen Befunde. In einer Entfernung von 10 cm unterhalb des Ansatzes der Infloreszenz zeigen die Kerne noch deutliche, wenn auch etwas kleinere Chromocentren, während in tieferen Regionen — etwa 30 cm von der Infloreszenz entfernt — wieder die typischen Arbeitskerne voll ausdifferenzierter Zellen mit ihrer granulären Struktur vorhanden sind.

Von den Derivaten der Epidermis wurden Schließzellen, Haare, ferner die bei den *Solanaceen* weit verbreiteten Drüsenzellen untersucht. In den Kernen der *Schließzellen* wurden bei *S. lycopersicum* keine typischen Chromocentren mehr aufgefunden. Bei den Drüsen und Haaren waren die Befunde uneinheitlich. Die mehrzelligen *Stengeldrüsen* enthielten in ihren Kernen zum Teil noch kleine, wandständige Chromocentren, in anderen Fällen konnten sie nicht mehr nachgewiesen werden. Die Kerne der Stielchenzellen dieser Drüsen waren stets chromocentrenfrei. Das gilt auch für die kleineren gestielten Drüsen der Stengelepidermis von Tomaten-Keimpflanzen, die nur aus einer oder wenigen Basalzellen und einer endständigen Drüsenzelle bestehen. Während im Kern der Drüsenzelle regelmäßig kleine Chromocentren sichtbar waren, fehlten sie den Basalzellen. Die gleichen Beobachtungen wurden in den Köpfchenzellen der Blattdrüsen von *Datura suaveolens* — einem Objekt mit besonders stark partiell heterochromatischen Chromosomen — gemacht. Auch bei den mehrzelligen *Haaren* der Stengelepidermis von *S. lycopersicum* war der Kern der Basalzelle stets chromocentrenfrei, während die mittlere und die endständige Zelle der meist dreizelligen Haare sehr deutlich ausgeprägte Chromocentren enthielten. In einigen Fällen ließ sich die Entwicklung der Haare beobachten. In ganz frühen Entwicklungsstadien, in denen das Haar erst aus 2 sehr kurzen, gedrungenen Zellen bestand, enthielten die Kerne beider Zellen gut ausgebildete Chromocentren. Diese Befunde werden verständlich, wenn man berücksichtigt, daß die mehrzelligen Haare ein Spitzenwachstum haben, daß also die apikalen Zellen entweder noch meristematisch, auf jeden Fall aber ontogenetisch jünger sind als die Basalzellen.

b) Die inneren Gewebe der Sproßachse. Neben der Epidermis und ihren Derivaten wurden noch andere Gewebe der Sproßachse auf die

Struktur ihrer Kerne hin untersucht. Die Ergebnisse entsprechen den nach der Bearbeitung der Epidermis erwarteten Befunden. Die Kerne der verschiedensten voll ausdifferenzierten Gewebe zeigen in bezug auf das Vorhandensein oder das Fehlen von Chromocentren einen weitgehend übereinstimmenden Bau. So besitzen die langgestreckten, in der Regel zugespitzten Kerne der *Kollenchymzellen* von *Solanum lycopersicum* keine typisch ausgebildeten Chromocentren mehr, das gleiche gilt für die Kerne des *Assimilationsparenchyms* der primären Rinde, des *Siebparenchyms* und der *Parenchymzellen des Marks*. In den *Tracheiden* waren die Kerne häufig noch sichtbar. Ihre Form ist sehr variabel und weicht oft erheblich von der Kugelform ab, sie können von langgestreckter bis spindelförmiger Gestalt sein. Möglicherweise handelt es sich hierbei um Degenerationsformen, die bereits in der lebenden Pflanze im Verlauf der Differenzierung dieser Zellen zustande kommen. Die Kerne entsprechen in ihrer Struktur durchaus den Kernen lebender Zellen und besitzen ebenfalls keine Chromocentren.

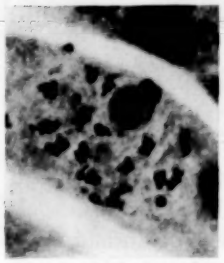


Abb. 4. Ruhekern (Typus A) in der Teilungszone des Wurzelvegetationskegels von *Solanum lycopersicum*. (Quetschpräparat, 1000fach.)

2. Die Kernstruktur in den Zellen verschiedener Zonen sich ausdifferenzierender Wurzelspitzen.

Für die Untersuchungen an Keimwurzeln wurden Samen von *Solanum lycopersicum* in Petrischalen auf Knop-Agar ausgesät. Die Wurzelspitzen wurden fixiert, als die Keimpflanzen etwa 8 cm lang waren. Sie wurden in einer Länge von 4 mm in 4 hintereinanderliegende Regionen aufgeteilt und die einzelnen Zonen als getrennte Präparate verarbeitet. Dabei wurden die in den verschiedenen Regionen auftretenden Kerntypen klassifiziert und in einer möglichst großen Breite zahlenmäßig erfaßt. Durch den Vergleich des prozentualen Anteils der auftretenden Kern- und damit Zelltypen in den verschiedenen Zonen der Wurzelspitzen wurde der Versuch gemacht, den Ablauf der Differenzierung mit bestimmten Veränderungen der Kernstruktur in Beziehung zu setzen.

Die *Region I* umfaßte das vorderste Ende der Wurzelspitze in einer Ausdehnung von etwa $^1/_4$ mm. Sie enthielt die Wurzelhaube mit dem unmittelbar hinter ihr gelegenen Gewebe des Vegetationskegels. Es waren bereits in dieser Region mindestens 4 verschiedene Kerntypen vorhanden, von denen der Typus A (Abb. 4) mit über 70% den weitaus größten prozentualen Anteil der Zellen der untersuchten Wurzelregion einnimmt. Es handelt sich bei diesem Kerntypus um das *meristematische Grundgewebe* des Vegetationskegels. Die isodiametrischen oder zylindrischen Zellen variieren im Verlauf von Wachstumsprozessen in ihrer Form und Größe etwas. In ihren Kernen besitzen sie gut ausgebildete Chromocentren, deren Anzahl etwa der diploiden Chromosomenzahl entspricht. Ohne Berücksichtigung der Chromocentren erscheint der

Kern in der Regel optisch homogen, er kann jedoch auch ein schwach ausgeprägtes Chromatingerüst enthalten. Die etwa eiförmigen Zellen der *Kalyptra* sind dicht mit scholligen Reservestoffen ausgefüllt. Ihre Kerne ähneln strukturell dem Typus A, enthalten jedoch neben den Chromocentren regelmäßig ein dichtes Chromatingerüst (Typus B). Die Kerne der Wurzelhaube entsprechen damit den Kernen der sich eben differenzierenden Parenchymzellen (Abbildung 10). Der dritte bereits in der vordersten

Abb. 5.

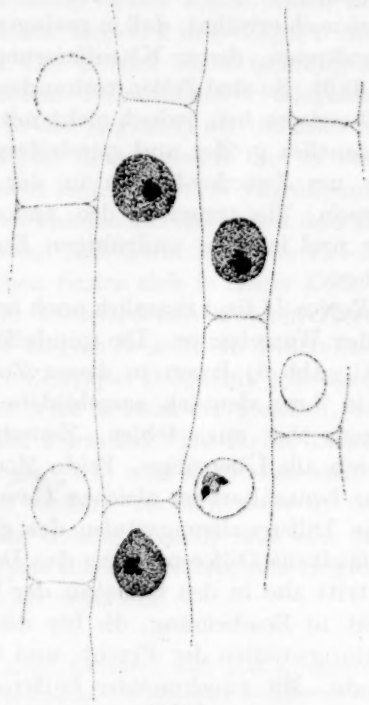


Abb. 6.

Abb. 5. Epidermiszelle aus der Wurzelspitze von *Solanum lycopersicum*. Die Abbildung zeigt die chromocentrenhaltige Modifikation dieses Typus. (Erläuterung im Text, Quetschpräparat, 1000fach.)

Abb. 6. Zelltypus D aus der Wurzelspitze von *Solanum lycopersicum*. (1000fach.)

Wurzelregion auftretende Kerntypus C gehört den langgestreckten Zellen des *Dermatogens* an (Abb. 5). Die etwas langgestreckten, häufig spindelförmig zugespitzten Kerne zeigen etwa die Struktur des Typus B. Die Zellen unterscheiden sich morphologisch deutlich vom meristematischen Grundgewebe des Wurzelvegetationskegels. Es sind in ihnen also schon Differenzierungsvorgänge abgelaufen, sie teilen sich jedoch noch. Der vierte, sehr selten auftretende Zelltypus dieser Region (Typus D, Abb. 6) schließlich hebt sich in seiner Form und der Ausgestaltung seiner Kerne deutlich von den anderen Typen ab. Es handelt sich um schmale, langgestreckte, bündelförmig

zusammenliegende Zellen, deren auffallend kleine Kerne keine Chromocentren besitzen. Ihre Lumina sind ausschließlich von einem dichten Chromatinnetz erfüllt, in dem keine kompakten, morphologisch faßbaren Strukturelemente vorhanden sind. Lediglich am Nucleolus finden sich die chromocentrenartig ausgebildeten Satelliten der beiden SAT-Chromosomen.

Es sei noch erwähnt, daß in geringer Anzahl noch einige andere Zelltypen auftreten, deren Klassifizierung sich nur sehr schwierig vornehmen läßt. So sind Zellen vorhanden, die nach Form und Größe dem Typus D entsprechen, jedoch nicht mit ihm identisch sind. Ihre Kerne sind wesentlich größer und spindelförmig zugespitzt. Es handelt sich offenbar um Zwischenformen in der Ausdifferenzierung bestimmter Zellgruppen. Sie treten in den anderen Regionen der Wurzelspitze häufiger und in ihrer endgültigen Form auf und werden dort näher besprochen.

Die *Region II* liegt räumlich noch immer im Bereich des ersten Millimeters der Wurzelspitze. Die spindelförmigen Kerne des Dermatogens (Typus C, Abb. 5) liegen in dieser Zone in 2 Modifikationen vor: es können in ihnen deutlich ausgebildete Chromocentren vorhanden sein, sie können aber auch fehlen. Zwischen diesen beiden Grenzformen finden sich alle Übergänge. Beide Modifikationen liegen räumlich unmittelbar benachbart im gleichen Gewebe, sie stellen anscheinend verschiedene Differenzierungsstufen des gleichen Zelltypus dar; in dieser Region läuft die Differenzierung des Dermatogens zur Wurzelepidermis ab. Es tritt also in den Geweben der Wurzelspitze die gleiche Gesetzmäßigkeit in Erscheinung, die für die verschiedenen ontogenetischen Entwicklungsstadien der Frucht- und Sproßepidermis bereits beschrieben wurde. Mit zunehmender Differenzierung einer Zelle treten die Chromocentren immer weniger in Erscheinung, sie sind schließlich in den Kernen fertig differenzierter Gewebe nicht mehr nachweisbar.

Charakteristisch für die Region II ist das zahlenmäßig starke Auftreten des Kerntypus B, der in der Region I als Kern der Kalyptrazelle identifiziert werden konnte. In der Region II ist das Gewebe der Wurzelhaube nicht mehr vertreten, die Kerne des Typus B gehören den ersten *Parenchymzellen* des Wurzelkörpers an. Sie besitzen — wie bereits erwähnt — eine auffallende Ähnlichkeit mit den Ruhekernen des meristematischen Grundgewebes, unterscheiden sich vom Typus A lediglich durch das Vorhandensein eines dichten Chromatinnetzes neben den Chromocentren. Ihr Volumen ist deutlich größer als das Volumen der sonst gleichartig strukturierten Kerne der Kalyptra.

Der Umfang der Differenzierungsvorgänge in den beiden vordersten Regionen der Wurzelspitze — also im Bereich des ersten Millimeters — wird deutlich, wenn man den prozentualen Anteil der klassifizierten

Zelltypen in den beiden Regionen vergleicht. Da sich die Kern- bzw. Zelltypen nicht in allen Fällen exakt gegeneinander abgrenzen lassen, stellen die erhaltenen Zahlenwerte nur einen Anhalt dar. Sie sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Das meristematische Grundgewebe (Typus A) ist in der Region II gegenüber der Region I von etwa 75% auf 25% gesunken. Es tritt dafür in einem relativ hohen Anteil mit rund 30% der Kerntypus B auf, der in der Region I in geringerer Anzahl in den Kalyptrazellen vertreten war. Die mit der Differenzierung meristematischer Zellen in Parenchymzellen verbundenen cytologisch sichtbaren Veränderungen lassen sich in der Region II an den zahlreich auftretenden Übergangsformen zwischen den Typen A und B verfolgen. Diese Zwischenformen entsprechen in Zellform und Kerngröße noch dem Typus A, besitzen jedoch in ihren Kernen bereits neben den Chromocentren das in den meristematischen Zellen nur selten in Erscheinung tretende Chromatingerüst. Daneben finden sich in dieser Zone schwer definierbare Übergangsformen der verschiedenen anderen Kerntypen, die darauf hindeuten, daß in der Region II lebhafte Differenzierungsvorgänge ablaufen. Lediglich der Zelltypus D scheint vollständig ausdifferenziert zu sein, denn nur er tritt in stets der gleichen, oben beschriebenen, sehr charakteristischen Form auf. Die Kerne dieser Zellen sind der Beobachtung schwer zugänglich, weil die Zellen auch in gut gequetschten Präparaten niemals isoliert, sondern stets in paralleler Lagerung gebündelt auftreten. Aus diesem Grunde läßt sich auch der zahlenmäßige Anteil dieses Zelltypus in den untersuchten Regionen der Wurzelspitze nur annäherungsweise ermitteln.

Tabelle 1. *Der prozentuale Anteil der klassifizierbaren Zell- und Kerntypen in den verschiedenen Regionen einer Wurzelspitze von Solanum lycopersicum.*

Region	Zelltypus				Nicht klassifizierbare Zwischenformen
	A (meristematisches Grundgewebe) %	B (Parenchymzelle) %	C (Epidermis bzw. Dermatogen) %	D (nicht identifizierbar) %	%
I	75	10 (Kalyptra)	wenige Einzelzellen		10
II	25	30	15	25 (?)	5
III	—	45	22	30 (?)	3
IV	—	80	?	?	—

Die Werte sind nur grobe Annäherungswerte. Das gilt vor allem für die Angaben des Typus D der Regionen II und III. Die dichte Lagerung der Zellen dieses Typus läßt genaue Auszählungen nicht zu.

In der *Region III* sind gegenüber der Region II bezüglich der auftretenden Zell- und Kerntypen keine wesentlichen Änderungen

eingetreten. Lediglich die Form der Zellen verschiedener Funktion paßt sich in dieser Zone ihrem endgültigen Zustand an. Das gilt vor allem für die Epidermiszelle, die hier bereits zum überwiegenden Teil in langer, sehr schmaler Form auftritt. In diesen Zellen sind noch immer alle Übergangsformen von chromocentrenhaltigen zu chromocentrenfreien Kernen vorhanden. Auch die Zellen des Typus D treten wiederum gruppenweise in langen Strängen angeordnet auf. Der prozentuale Anteil der verschiedenen Zellarten hat sich gegenüber der Region II weiter verschoben. Der dem meristematischen Zustand entsprechende Zelltypus A läßt sich in seiner charakteristischen Form nicht mehr nachweisen. Es haben vielmehr die in der Differenzierung begriffenen Zellen der Typen B und C weiter zugenommen.

In der *Region IV*, einer Zone, die etwa den Raum 2—4 mm hinter der Spitze des Vegetationskegels umfaßte, laufen weitere Differenzierungsvorgänge ab, die wiederum mit Änderungen der Kernstruktur der betreffenden Zellen verbunden sind. Zunächst erfährt der Zelltypus B, die Parenchymzelle, hier seine endgültige Ausdifferenzierung. Sie ist dadurch gekennzeichnet, daß die in den Kernen neben dem dichten Chromatingerüst noch vorhandenen Chromocentren mehr und mehr verschwinden. Der endgültige Zustand des Kerns der Parenchymzelle besteht darin, daß der in der Regel kugelförmige Kern nur noch 2 große Chromocentren, die beiden Satelliten am Nucleolus, besitzt, sonst aber ausschließlich von einem dichten Chromatinnetz durchzogen ist. Er entspricht damit in seiner Struktur vollständig dem Kern der Parenchymzellen des Sproßsystems. Er soll mit dem Symbol B_1 bezeichnet werden und ist in Abb. 10 rechts dargestellt. Zwischen den Typen B und B_1 finden sich wiederum alle Übergänge. In der Region IV läßt sich auch die Differenzierung der Parenchymzelle B_1 zur *Tracheide* beobachten. Es wurden langgestreckte, schmale Zellen gefunden, in denen die Ausbildung der ringförmigen Membranverstärkungen, wie sie für die Tracheiden dieser Wurzelregion von *Solanum lycopersicum* charakteristisch sind, gerade ablief. In den langgestreckten, leicht zugespitzten Kernen dieser Zellen sind keine Chromocentren mehr vorhanden, auch die beiden Satelliten treten nicht mehr als morphologisch faßbare Chromocentren in Erscheinung.

Es wurde schließlich noch eine *Region der fertig differenzierten Keimwurzel* in der Wurzelhaarzone etwa 18 mm hinter der Kalyptra ausgewertet. In dieser Region lassen sich noch immer Differenzierungsvorgänge in den Kernen verschiedener Zelltypen nachweisen. So tritt der Typus C noch in Form einer chromocentrenhaltigen und einer chromocentrenfreien Modifikation auf. Die gleichen Vorgänge können bei den unmittelbar den Leitbündeln benachbarten Parenchymzellen beobachtet werden. In der dem Hypocotyl benachbarten Zone der Wurzel sind die Kerne der Epidermiszellen völlig chromocentrenfrei.

3. Die Struktur der Ruhe- und Arbeitskerne verschiedener Zelltypen des Antherengewebes.

In den Antheren der untersuchten Objekte — es wurden *Datura suaveolens*, *Physalis peruviana* und *Solanum lycopersicum* bearbeitet — ist die Struktur der Ruhe- bzw. Arbeitskerne besonders vielgestaltig. In den *prämeiotischen Ruhekernen der Archesporzellen* sind typisch ausgebildete Chromocentren vorhanden (Abb. 7). Sie treten im Verlauf des meiotischen Teilungsablaufes in morphologisch unveränderter Form auch in den anderen ruhekernähnlichen Stadien der Meiosis, der *Interphase* und den jungen *Gonen*, auf. Daneben finden sich im somatischen Antherengewebe wenigstens 3 gut unterscheidbare Zelltypen, in denen ebenfalls echte Chromocentren vorhanden sind. Hierzu gehören vor allem die Zellen des *Tapetums*. Wie BROWN (1949) für *Solanum lycopersicum* nachweisen konnte, laufen in den Tapetenkernen während der Ausdifferenzierung der Anthere Vorgänge ab, mit denen eine Erhöhung der Chromosomenzahl bis zum 8- oder 16ploiden Zustand verbunden ist. Sie werden von GEITLER (1951) als „gehemmte Mitosen" gedeutet. Die Struktur der ruhekernähnlichen Zustände ist in erster Linie vom bereits erreichten Polyploidiegrad abhängig. Mit Beginn der Meiosis sind in den zweikernigen Tapetenzellen zunächst noch normale Chromocentren vorhanden, während in den Ruhekernen höherer Polyploidiestufen große Sammelchromocentren nachgewiesen werden können. In fertig differenzierten, alten Antheren finden sich häufig einkernige Tapetenzellen, deren Zustandekommen noch ungeklärt ist. In den Kernen dieser Zellen, wie auch in den normalen zweikernigen Tapetenzellen läßt sich die für die Arbeitskerne anderer Gewebe charakteristische Auflockerung der Chromocentren nicht beobachten (Abb. 8). Es treten vielmehr die Sammelchromocentren noch deutlich in Erscheinung, obwohl das Tapetum in diesem späten

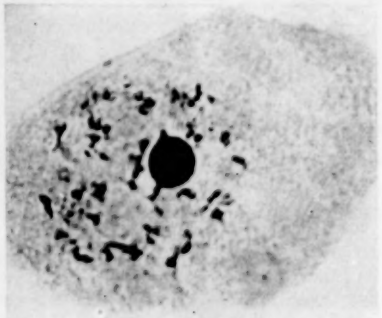


Abb. 7. Prämeiotischer Ruhekern von *Solanum lycopersicum* mit 24 Chromocentren. (Quetschpräparat, 1450fach.)

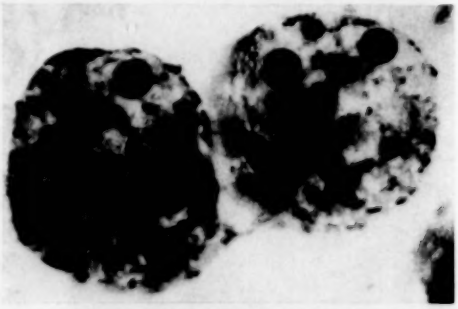


Abb. 8. Kerne einer alten Tapetenzelle aus einer pollentragenden Anthere von *Physalis alkekengi*. In den Kernen befinden sich große Sammelchromocentren. (1000fach.)

Entwicklungsstadium der Anthere seine Funktion bereits erfüllt hat und die Tapetenzellen als voll ausdifferenziert angesprochen werden müssen.

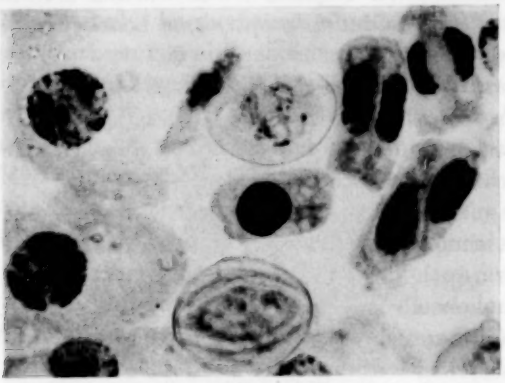


Abb. 9. Verschiedene Zell- und Kerntypen im somatischen Antherengewebe von *Physalis peruviana*. Rechts Zellen des Typus E mit großen Chromocentren, daneben ein sich eben ausdifferenzierendes Pollenkorn; links Parenchymzellen in einem mittleren Differenzierungsstadium. (1000fach.)

In den Antheren von *Physalis peruviana* treten außer den für *Solanum lycopersicum* beschriebenen Zelltypen noch kleine, etwas langgestreckte Zellen auf, deren gewebemäßige Identifizierung im Quetschräparat nicht durchgeführt werden konnte. In ihren kleinen Kernen sind dicke, schollige Chromocentren dicht nebeneinander gelagert (Typus E, Abb. 9). Dieser Zelltypus findet sich noch in fertig ausdifferenzierten, pollentragenden Antheren. In seinen Kernen lassen sich noch Mitosen nachweisen, es handelt sich also um noch teilungsbereite Zellen.

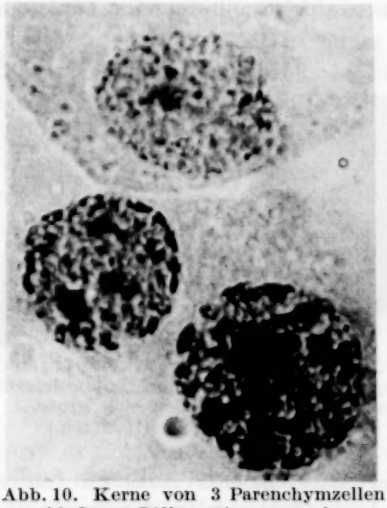


Abb. 10. Kerne von 3 Parenchymzellen verschiedenen Differenzierungsgrades aus dem Antherengewebe von *Solanum lycopersicum*. (Erläuterung im Text; 2000fach.)

Neben den chromocentrenhaltigen Kerntypen sind in den Antheren der obengenannten Objekte Zellen vorhanden, deren Kerne keine typisch ausgebildeten Chromocentren besitzen. So finden sich in den Antheren von *Physalis peruviana* schmale, langgestreckte, in ihrer Größe stark variierende Zellen, deren ebenfalls langgestreckte Kerne nur noch wenige, jedoch deutlich kleinere Chromocentren enthalten. Das Lumen dieser Kerne ist von einem dichten Chromatingerüst erfüllt, wie es in den voll ausdifferenzierten Kernen der Zellen der Sproßachse auftritt (Typus F). Diese Zellen sind häufig um die Tracheidenstränge der Anthere angeordnet. Als weiterer Typus sind schließlich noch große, runde bis rundovale Zellen mit relativ kleinen Kernen zu nennen, die in ihrer Struktur mit den Kernen der Parenchymzellen

anderer identifizierbarer Gewebe der Sproßachse bzw. der Keimwurzel weitgehend übereinstimmen (Typus B). Es handelt sich offenbar um Zellen des parenchymatischen Gewebes, das sich zwischen den Pollensäcken befindet. Sie besitzen eine stark aufgelockerte Kernstruktur; es sind wohl noch Chromocentren vorhanden, die jedoch wesentlich kleiner sind als die Chromocentren des Typus E. Daneben wurden in den Antheren von *Physalis peruviana* Zellen aufgefunden, deren Kerne völlig chromocentrenfrei sind (Typus B_1). Sie gleichen in ihrer Struktur dem in Abb. 10 rechts dargestellten Kern einer Parenchymzelle von *Solanum lycopersicum*. Es handelt sich hierbei um weitgehend auf-

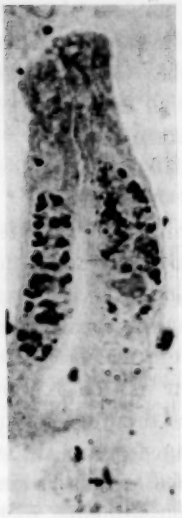


Abb. 11.

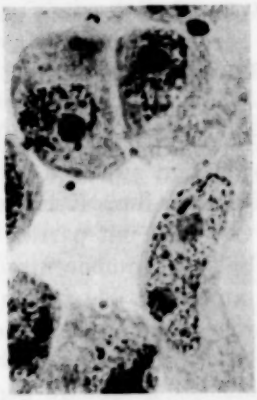


Abb. 12.

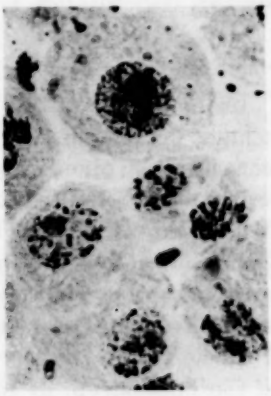


Abb. 13.

Abb. 11. Langgestreckte Zellen mit gut ausgebildeten Chromocentren aus dem Antherengewebe von *Datura suaveolens*. (1000fach.)

Abb. 12. Verschiedene Zell- und Kerntypen aus der Anthere von *Datura suaveolens*. Unten ein weitgehend aufgelockerter, nahezu chromocentrenfreier Kern. (1000fach.)

Abb. 13. Kerne verschiedener Struktur aus dem Antherengewebe von *Datura suaveolens*. Oben der stark aufgelockerte Kern einer Parenchymzelle. (1000fach.)

gelockerte Arbeitskerne von Parenchymzellen, die — analog den Verhältnissen in den Geweben der Sproßachse und der Wurzelspitze — als die Endform der Differenzierung dieses Typus anzusehen sind. In den Antheren von *Solanum lycopersicum* konnte die Auflockerung der Chromocentren in den Kernen verschiedener Parenchymzellen besonders gut beobachtet werden. In Abb. 10 sind 3 verschieden stark aufgelockerte Parenchymkerne wiedergegeben, in denen die strukturellen Unterschiede deutlich in Erscheinung treten. Die Kerne entstammen einer alten, pollentragenden Anthere, in deren parenchymatischem Gewebe keine Teilungen mehr ablaufen. Die beiden oberen Kerne der Abbildung sind also mit Sicherheit keine frühen mitotischen Prophasen, sondern echte Arbeitskerne.

In den Antheren von *Datura suaveolens* — einem Objekt mit stark partiell heterochromatischen Chromosomen — wurden entsprechende

Beobachtungen gemacht. Es sind kleine, rundkernige Zellen mit gut sichtbaren Chromocentren vorhanden, die sich durch lebhafte Teilungen als noch meristematisch erweisen. Daneben finden sich langgestreckte Zellen mit langen Kernen, die ebenfalls gut ausgebildete Chromocentren enthalten (Abb. 11). Die gleiche Zell- und Kernform tritt in der gleichen Anthere auch mit weitgehend aufgelockerten Kernen ohne Chromocentren auf (Abb. 12). Es handelt sich hierbei wieder um 2 verschiedene Differenzierungsformen des gleichen Zelltypus. Schließlich sind noch große, runde Zellen mit etwa kugelförmigen Kernen nachweisbar, die nur selten Chromocentren enthalten (Abb. 13 oben). Meist entsprechen sie in ihrer Struktur den Kernen rein euchromatischer Objekte. Sie sind den völlig ausdifferenzierten Parenchymzellen in den Antheren von *Physalis peruviana* und *Solanum lycopersicum* gleichzuzetzen.

D. Theoretischer Teil.

Im empirischen Teil der vorliegenden Arbeit konnte nach Untersuchung der Kerne einer größeren Anzahl der verschiedensten pflanzlichen Gewebe eine enge Korrelation zwischen dem Grad der Differenzierung einer Zelle und der Struktur ihres Kerns nachgewiesen werden. Es ließ sich zeigen, daß bei Objekten mit partiell heterochromatischen Chromosomen typisch ausgebildete Chromocentren nur in den Kernen noch teilungsbereiter Zellen auftreten. Sie finden sich darüber hinaus noch in Zellen, die erst am Anfang ihrer Differenzierung stehen. In den Arbeitskernen der Zellen voll ausdifferenzierter Gewebe hingegen sind die Chromocentren als morphologisch faßbare Strukturelemente nicht mehr nachweisbar. Für die Kerne des Tapetums und der Kalyptra gilt diese Gesetzmäßigkeit nicht. Ähnliche, wenn auch nicht voll übereinstimmende Befunde erhielt RESCH (1952) an bestimmten peripheren Geweben der Sproßachse von *Impatiens balsamina* und *Cleome spinosa*. So ließ sich in den Initialzellen der mehrzelligen Haare von *Impatiens balsamina* eine Auflockerung der Chromocentren beobachten, das gleiche gilt für die voll ausgewachsenen Zellen der Subepidermis von *Cleome spinosa*. Nach WOLL (1954) werden die Chromocentren in den Kernen der Sproßspitze von *Quercus sessiliflora* mit fortschreitender Differenzierung kleiner. In den Kernen bestimmter stärkehaltiger Zellen einer Knospengalle des gleichen Objektes waren die Chromocentren weitgehend aufgelockert und kaum sichtbar. Schließlich erwähnt bereits HEITZ (1929) in seiner grundlegenden Arbeit über das Wesen der Chromocentren, daß sich ihre Zahlenkonstanz nicht in allen Fällen nachweisen läßt. So findet er in den Kernen der Wurzelepidermis von *Helipterum corymbiflorum* an Stelle der erwarteten 16 Chromocentren nur 2, ohne jedoch näher auf die Ursachen dieser Zahlendifferenz einzugehen.

Wir verstehen unter „Chromocentren" nach HEITZ (1929) heterochromatische Chromosomenpartien, die im Anschluß an die Kernteilung die für die euchromatischen Regionen charakteristische Entspiralisierung nicht erfahren. Sie liegen auch in den Ruhekernen als maximal aufspiralisierte, thymonucleinsäurehaltige Chromosomenteile vor und können für zytologische Untersuchungen herangezogen werden.

Theoretisch sind für das unterschiedliche Verhalten der Chromocentren in verschiedenen Differenzierungsstufen der Gewebe zwei Erklärungsmöglichkeiten gegeben. Es wäre denkbar, daß mit dem Prozeß der Differenzierung Vorgänge verknüpft sind, die eine chemische Veränderung des Heterochromatins bewirken, daß das Heterochromatin als Substanz also mit zunehmender Differenzierung verlorengeht. Es ist aber ebensogut möglich, daß die maximal spiralisierten Chromocentren nur entspiralisiert werden.

Die cytogenetische Bearbeitung von *Drosophila* hat gezeigt, daß der wesentlichste Unterschied zwischen Hetero- und Euchromatin auf genetischem Sektor liegt, daß das Heterochromatin arm an aktiven Genen ist. Eine Deutungsmöglichkeit für dieses Faktum besteht darin, daß bestimmte euchromatische Chromosomenpartien während der Evolution heterochromatisch geworden sind und daß mit diesem Prozeß eine Inaktivierung der in diesen Regionen lokalisierten Gene verbunden war. Es liegt nahe, diese Hypothese auf die Ontogenese zu übertragen. In den totipotenten meristematischen Zellen müssen im Rahmen der Differenzierungsvorgänge ebenfalls ganze Gengruppen blockiert werden. Diese Blockierung steht jedoch offenbar in keinem Zusammenhang mit dem Hetero-Euchromatin-Problem. Wäre dies der Fall, so müßten die Arbeitskerne ausdifferenzierter Zellen gegenüber den Ruhekernen meristematischer Zellen einen höheren heterochromatischen Anteil aufweisen, es ließ sich aber gerade das Gegenteil feststellen. Es ist nicht anzunehmen, daß das Verschwinden der Chromocentren in einer unmittelbaren Beziehung zu spezifischen Differenzierungsvorgängen von Zellen bestimmter Funktion steht. Das geht schon daraus hervor, daß der Prozeß in den verschiedenartigsten Geweben völlig gleichartig verläuft. Die Kernstrukturen von Parenchymzellen, von Epidermis- und Kollenchymzellen, von Tracheiden stimmen in bezug auf das Verhalten ihrer Chromocentren im Verlauf der Differenzierung weitgehend überein.

Im Ablauf der Meiosis ist bei Objekten mit partiell heterochromatischen Chromosomen ein Vorgang bekannt, der eine gewisse Ähnlichkeit mit unseren Beobachtungen hat. In den prämeiotischen Ruhekernen dieser Objekte sind zunächst deutliche Chromocentren vorhanden (Abb. 7). Sie erfahren jedoch beim Eintritt des Kerns in die frühesten meiotischen Stadien eine sehr rasche Entspiralisierung, ein Vorgang, der nach MARQUARDT (1937) als *Dekondensation* bezeichnet wird. Es handelt sich bei dieser Dekondensation also nicht um eine Strukturänderung der Chromosomen, sondern lediglich um eine lokale, zeitlich sehr eng begrenzte Veränderung des Spiralisationsgrades der heterochromatischen Chromosomensegmente. Die Dekondensationskerne der Pollenmutterzellen besitzen also keine Chromocentren mehr, sie zeigen

das gleiche aufgelockerte Bild der ebenfalls chromocentrenfreien Arbetiskerne voll ausdifferenzierter Gewebe (Abb. 14). Der gleiche Vorgang wurde für den mitotischen Stadienablauf bereits 1929 von HEITZ als „prophasische Zerstäubung des Heterochromatins" beschrieben.

Ähnliche Befunde erhielten TSCHERMAK-WOESS u. HASITSCHKA (1953) im Verlauf endomitotischer Polyploïdisierungsvorgänge bei *Sinapis alba* und einigen anderen Angiospermen. Es läßt sich hier ein „Strukturwechsel der Chromocentren" beobachten, der in einer vorübergehenden Auflockerung der vorher kompakten heterochromatischen Elemente besteht. Die Chromocentren bleiben jedoch noch als heterochromatische Partien erkennbar und erfahren beim Eintritt des Kerns in den nächsten Endomitosecyclus eine Rekondensation. Auch während der Entwicklung des Tapetums von *Antirrhinum majus* tritt nach MECHELKE (1952) vorübergehend „ein Zustand allerfeinster Chromatinverteilung auf, an dem selbst die chromocentrenartigen Chromatinbröckchen teilnehmen". In den Abbildungen des Autors sind völlig chromocentrenfreie Kerne wiedergegeben, die in ihrer Struktur durchaus den Kernen voll ausdifferenzierter Parenchymzellen etwa von *Solanum lycopersicum* entsprechen. In all diesen Fällen handelt es sich jedoch um *vorübergehende* Kernzustände von kurzer Dauer. Ein ähnlich gelagerter Befund einer *irreversiblen* Veränderung der Kernstruktur wird von TSCHERMAK-WOESS u. HASITSCHKA für mangelhaft ernährte Zellen von *Sinapis alba* beschrieben. Es ist an Stelle der Chromocentren in den Kernen derartiger Zellen ein Gewirr sehr feiner, homogener Fäden vorhanden, in denen sich keine Chromomeren mehr erkennen lassen. Der Befund wird von den beiden Autorinnen als degenerativer Abbauvorgang gedeutet.

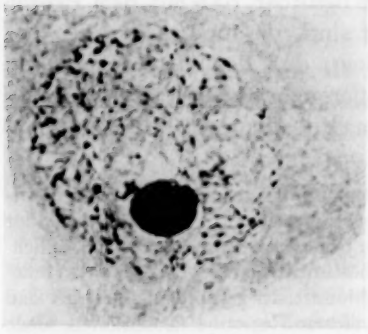


Abb. 14. Kern einer Pollenmutterzelle von *Solanum lycopersicum* im Dekondensationsstadium der Meiosis. Die in Abb. 7 deutlich sichtbaren Chromocentren des prämeiotischen Ruhekerns sind entspiralisiert, der Kern erhält dadurch einen aufgelockerten Charakter. (1450fach.)

Die von uns beobachtete *bleibende* Auflockerung der Chromocentren muß als ein mit der Differenzierung verbundener Normalvorgang angesehen werden. Es ist sehr wahrscheinlich, daß es sich hierbei um lokale Entspiralisierungen der heterochromatischen Chromosomenpartien handelt, die in ihrem Ablauf der mitotischen Zerstäubung bzw. der meiotischen Dekondensation entsprechen. Aus dem Vergleich der

Species *Solanum lycopersicum* und *Physalis philadelphica* ergibt sich, daß für den Ablauf dieses Vorgangs die Menge der in den Chromosomen vorhandenen heterochromatischen Substanz anscheinend keine Rolle spielt. Die Chromosomen von *Physalis philadelphica* besitzen im Pachytän gegenüber *Solanum lycopersicum* reichlich die dreifache Anzahl heterochromatischer Strukturelemente (GOTTSCHALK 1954). In den Arbeitskernen beider Arten stimmt das Verhalten der Chromocentren überein. Offenbar besteht der Endzustand der Chromosomen des Arbeitskerns darin, daß *alle* Chromosomenregionen — die euchromatischen wie die heterochromatischen — in einer vollständig entspiralisierten und aufgelockerten Form vorliegen.

Auffallenderweise trifft diese Regel nicht auf die Tapetenzellen zu. Bei den dort vorhandenen Sammelchromocentren konnte während der Ontogenese keine Auflockerung beobachtet werden. Diese Befunde finden eine gewisse Bestätigung durch Beobachtungen GEITLERs (1948) bei *Gagea lutea*. In den Endospermkernen dieses Objektes findet der Autor „mächtige Ansammlungen von dichtem Chromatin, das völlig den Eindruck von zusammenfließendem ‚schmierigem' Heterochromatin macht. Diese Chromatinmassen überwiegen an Menge deutlich das sonst in den Chromocentren lokalisierte Heterochromatin der *Gagea*-Kerne". Die Abbildungen in der Veröffentlichung GEITLERs entsprechen durchaus den Sammelchromocentren in den Kernen der Tapetenzellen der untersuchten Solanaceen. GEITLER setzt diese Strukturen in Beziehung zu besonders intensiven, im Endosperm ablaufenden Stoffwechselvorgängen. Man ist geneigt, für die Tapetenzellen die gleiche Ursache anzunehmen, denn auch hier handelt es sich um Zellen mit einer hohen physiologischen Aktivität. Die Parallelität zwischen *Gagea lutea* und den bearbeiteten Solanaceen ist aber offenbar nur zufälliger Art und kann nicht durch physiologische Kriterien allein erklärt werden. Wäre dies der Fall, so müßte die gleiche Erscheinung in allen Kernen physiologisch hochaktiver Gewebearten auftreten. Im Endosperm von *Fritillaria imperialis*, einem Objekt, das in bezug auf seine Kernstruktur weitgehend mit *Gagea lutea* übereinstimmt, konnte GEITLER jedoch keine mit *Gagea* vergleichbaren Befunde erbringen. Ohne Zweifel stehen die beobachteten Kernstrukturen, also die bleibenden Ansammlungen von Heterochromatin, in einer Beziehung zur Funktion der betreffenden Zellen. Es müssen aber artspezifische physiologische Vorgänge sein, die dieses Phänomen in den Tapetenkernen verschiedener Solanaceen und im Endosperm von *Gagea lutea* auslösen, während es bei *Fritillaria* unterbleibt. Der gegenwärtige Stand der Untersuchungen läßt noch keine Rückschlüsse auf die Ursachen für dieses unterschiedliche Verhalten der Chromocentren zu.

Zusammenfassung.

1. Es wurde die Struktur der Ruhe- und Arbeitskerne verschiedener Gewebe einiger *Solanaceen* mit partiell heterochromatischen Chromosomen untersucht. Dabei ließ sich eine enge Beziehung zwischen dem Grad der Differenzierung einer Zelle und der Struktur ihres Kerns nachweisen. Chromocentren treten nur in den Ruhekernen noch teilungsbereiter Zellen auf. Sie werden mit zunehmender Differenzierung der Zellen mehr und mehr aufgelockert und sind in den Arbeitskernen voll ausdifferenzierter Zellen nicht mehr nachweisbar.

2. In den 8- bis 16ploiden Kernen voll differenzierter Tapetenzellen sind mehrwertige Sammelchromocentren vorhanden, bei denen die für die anderen Gewebearten charakteristische Auflockerung unterbleibt. Sie unterbleibt außerdem in den Kernen der Wurzelhaube und bei den stark heterochromatischen Satelliten der Nucleolenchromosomen der Kerne aller Gewebe.

3. Die Kerne von *Solanum lycopersicum* und *Physalis philadelphica* verhalten sich bezüglich der Auflockerung ihrer Chromocentren gleichartig, obgleich sich die Pachytänchromosomen dieser beiden Objekte in der Ausdehnung ihrer heterochromatischen Zonen stark unterscheiden. Der Vorgang verläuft also unabhängig vom Anteil des Heterochromatins am Gesamtchromosom.

4. Die Auflockerung wird als lokale Entspiralisierung der heterochromatischen Chromosomensegmente gedeutet. Das Charakteristikum der Arbeitskerne differenzierter Gewebe liegt gegenüber den Ruhekernen meristematischer Gewebe offenbar darin, daß nicht nur die euchromatischen, sondern auch die heterochromatischen Regionen in einer vollständig aufgelockerten, entspiralisierten Form vorliegen.

5. Die Auflockerung läuft mit Ausnahme des Tapetums und der Kalyptra in allen untersuchten Gewebearten gleichförmig ab. Sie steht offenbar nicht in Beziehung zu spezifischen, funktionsbedingten Differenzierungsvorgängen bestimmter Gewebe.

Die vorliegende Arbeit wurde im Sommer 1951 am Botanischen Institut der Universität Freiburg begonnen und am Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung, Neuhof bei Gießen, fortgeführt. Herrn Professor Dr. OEHLKERS bin ich für die Überlassung des Arbeitsplatzes und eines Forschungsmikroskops zu großem Dank verpflichtet.

Literatur.

BEERMANN, W.: Chromomerenkonstanz und spezifische Modifikationen der Chromosomenstruktur in der Entwicklung und Organdifferenzierung von *Chironomus tentans*. Chromosoma **5**, 139—198 (1952). — BROWN, S.: Endomitosis in the tapetum of Tomato. Amer. J. Bot. **36**, 703—716 (1949). — GEITLER, L.: Die Entstehung der polyploiden Somakerne der Heteropteren durch Chromosomenteilung ohne Kernteilung. Chromosoma **1**, 1—22 (1939). — Notizen zur endomitotischen Polyploidisierung in Trichozyten und Elaiosom sowie über Kern-

struktur bei *Gagea lutea*. Chromosoma **3**, 271—281 (1948). — Ergebnisse und Probleme der Endomitoseforschung. Österr. bot. Z. **95**, 277—299 (1948). — Schnellmethoden der Kern- und Chromosomenuntersuchungen. Wien 1949. — Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Zelle. Fortschr. Bot. **13**, 1—22 (1951). — Protoplasmatologia, Bd. VI/C: Endomitose und endomitotische Polyploidisierung. Wien 1953. — GOTTSCHALK, W.: Die Chromosomenstruktur der Solanaceen unter Berücksichtigung phylogenetischer Fragestellungen. Chromosoma **6**, 539—626 (1954). — HEITZ, E.: Heterochromatin, Chromocentren, Chromomeren. Ber. dtsch. bot. Ges. **47**, 274—284 (1929). — MARQUARDT, H.: Die Meiosis von *Oenothera*. I. Z. Zellforsch. **27**, 159—201 (1937). — MECHELKE, F.: Die Entstehung der polyploiden Zellkerne des Antherentapetums bei *Antirrhinum majus* L. Chromosoma **5**, 246—295 (1952). — RESCH, A.: Untersuchungen über Kerndifferenzierung in peripheren Zellschichten der Sproßachse einiger Blütenpflanzen. Chromosoma **5**, 296—316 (1952). — TSCHERMAK-WOESS, E., u. G. HASITSCHKA: Veränderung der Kernstruktur während der Endomitose, rhythmisches Kernwachstum und verschiedenes Heterochromatin bei Angiospermen. Chromosoma **5**, 574—614 (1953). WOLL, E.: Beiträge zum Differenzierungsproblem an Hand der Zytologie von Pflanzengallen. Z. Bot. **42**, 1—29 (1954).

Dozent Dr. W. GOTTSCHALK, Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung.
Gut Neuhof, Post Leihgestern, Kreis Gießen a. d. Lahn.

Planta, Bd. 45, S. 166—197 (1955).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Heidelberg.

ÜBER DIE BIOSYNTHESE DES VITAMINS C.

II. Mitteilung.

ZUR BIOCHEMIE UND PHYSIOLOGIE DER VITAMIN C-SYNTHESE.

Von

WOLFGANG FRANKE.

Mit 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 27. Oktober 1954.)

I. Einleitung.

Im ersten Teil der Arbeit[1] hatte sich ergeben, daß die Bildung des Vitamins C bei chlorophyllfreien Organen und Pflanzen von einer erhöhten Stoffwechselintensität abhängt, und insbesondere die Atmungsintensität mit dem Ausmaß der Vitamin C-Bildung korreliert ist. Dementsprechend war der Vorgang der Vitamin C-Synthese als ein dissimilatorischer Vorgang definiert worden.

Aus dem chemischen Atmungsgeschehen müßte sich demnach auch der biochemische Ablauf der Vitamin C-Synthese eliminieren lassen. Über den Stand diesbezüglicher Untersuchungen soll im folgenden zunächst berichtet werden.

Weiterhin verlangt die schon früher aufgeworfene Frage eine Antwort, ob nicht auch die Photosynthese an der Bildung des Vitamins beteiligt ist. Einige Forscher wollen ja in dem Vitamin ein direktes Assimilat sehen. Daher soll die Beziehung der Vitamin C-Bildung zur Photosynthese erörtert werden.

Da ferner alle Lebensvorgänge an ein bestimmtes inneres Gefüge gebunden sind und von den Wirkungen der Umwelt beeinflußt werden, sollen schließlich die inneren und äußeren Bedingungen besprochen werden, denen auch die Vitamin C-Bildung unterworfen ist.

Vorbemerkung. Wie schon im ersten Teil der Arbeit werden der Gesamtvitamin C-Gehalt mit VC, seine beiden Komponenten Ascorbinsäure und Dehydroascorbinsäure mit AS und DAS, das Frischgewicht mit FG und das Trockengewicht mit TG abgekürzt.

II. Der biochemische Ablauf der VC-Bildung.

Zu den Voraussetzungen der Dissimilation gehören energiereiche Verbindungen die zu energieärmeren abgebaut werden können. Wenn die Bildung des VC ein dissimilatorischer Vorgang ist, so müssen in den

[1] Planta (Berl.) **44**, 437 (1954).

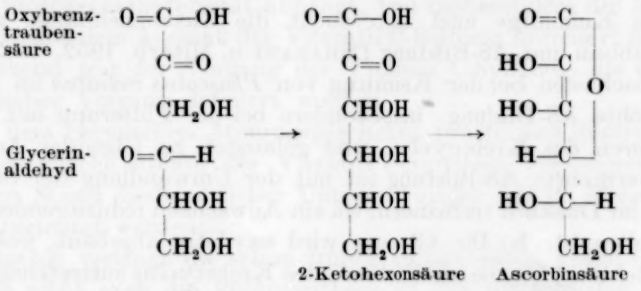
Pflanzen eine oder mehrere Substanzen vorhanden sein, die als Vorstufen durch oxydative Umwandlung zum VC, d. h. zunächst zu AS umgebildet werden können. Die strukturelle Verwandtschaft der AS als 6-C-Körper mit mehreren OH-Gruppen zu den Zuckern läßt Hexosen als solche Vorstufen vermuten. Neben solchen theoretischen Erwägungen fühlten sich die Biochemiker aber auch durch praktische Erfahrungen bestärkt, daß manche Pflanzen unter experimentellen Bedingungen, wie z. B. nach Fütterung mit Glucose und anderen Hexosen. einen erhöhten VC-Spiegel aufweisen (MOLDTMANN 1939/40, ÅBERG 1949, WIEDOW u. v. GUTTENBERG 1953). Solchen Überlegungen und Beobachtungen folgend haben mehrere Forscher die Bildung des VC biochemisch untersucht. Zwei Gruppen sind dabei vor allem am Werke, von denen die eine vorzugsweise in Indien arbeitet, die andere englische und amerikanische Wissenschaftler umfaßt.

1. Die indische Gruppe verwendet als Objekte keimende Bohnen *(Phaseolus mungo und radiatus)*, zum Teil isolierte oder der Kotyledonen beraubte Keimlinge und untersucht die Zusammenhänge zwischen Glucoseabbau und AS-Bildung (BHARANI u. Mitarb. 1952, 1953a u. b). Sie beobachteten bei der Keimung von *Phaseolus radiatus* im Dunklen eine erhöhte AS-Bildung, insbesondere bei der Fütterung mit Glucose und Säuren des Krebscyclus, und gelangten zu folgender Annahme: a) Die vermehrte AS-Bildung ist mit der Umwandlung der Stärke zu Glucose im Dunklen verbunden, da ein Anwachsen reduzierender Zucker festzustellen ist. b) Die Glucose wird oxydativ abgebaut, wobei auch AS entsteht. c) Da die im Verlaufe des Krebscyclus auftretenden Intermediärprodukte, insbesondere Fumar- und Bernsteinsäure, eine größere VC-Bildung zur Folge haben als vergleichbare Mengen Glucose, wenn sie den Keimlingen im Nährsubstrat angeboten werden, wird die Synthese des VC mit dem Tricarbonsäure-Kreislauf in Verbindung gebracht. d) Die oxydativen Abbauvorgänge werden durch bestimmte B-Vitamine katalysiert. Über die fördernde Wirkung des Zusatzes von Vitamin B_1 zum glucosehaltigen Nährsubstrat auf die VC-Synthese bei verdunkelten Bohnen *(Phaseolus vulgaris)* berichten auch WIEDOW u. v. GUTTENBERG (1953).

Mannose und Fructose können nach BHARANI u. Mitarb. ebenfalls, wenn auch nicht im gleichstarken Ausmaß wie Glucose, als Ausgangsmaterial dienen.

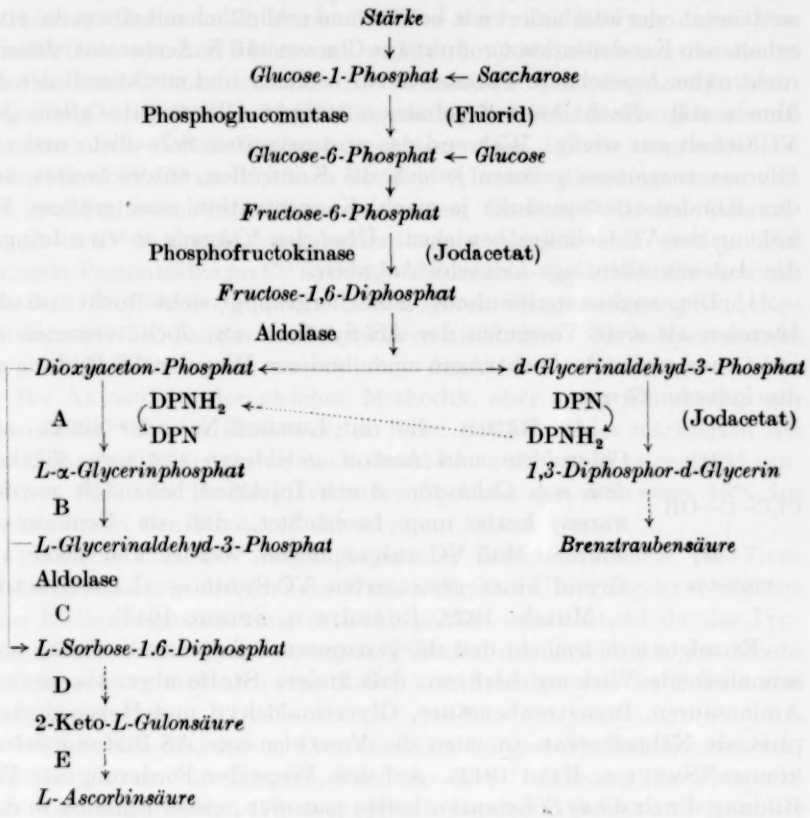
Zur Klärung der Zusammenhänge prüften die Autoren (BHARANI u. Mitarb. 1953b) die Wirkung von Fermentinhibitoren (z. B. Cyanid als Hemmstoff der Cytochromoxydase, Dinitrophenol und Azide zur Ausschaltung der Phosphorylierung, Jodacetat und Fluorid als Inhibitoren der Glykolyse). Alle diese den Glucoseabbau betreffenden Wirkstoffe hemmten im Vergleich zur Kontrolle die AS-Bildung ebenso wie Malonat,

das die Funktion der Bernsteinsäuredehydrogenase als Enzym des Krebscyclus außer Kraft setzt. Die Autoren ziehen daraus den Schluß, daß die Bildung der AS über den oxydativen Abbau der Glucose unter Zerbrechen der 6-C-Ketten in zwei 3-C-Fragmente vor sich geht. Dabei soll zumindestens zum Teil der Krebscyclus einbezogen werden. Der entscheidende Mechanismus ist jedoch noch nicht bekannt. Es wird angenommen, daß die Umwandlung dieser 3-C-Körper vom normalen Weg auf einen Seitenpfad abgelenkt wird und schließlich unter Resynthese zweier 3-C-Bruchstücke zur AS führt. GANAPATHI (1950) spezifiziert diese letzte Aussage spekulativ dahingehend, daß Glycerinaldehyd und Oxybrenztraubensäure durch Aldolkondensation und unter Wasserabspaltung zu AS zusammenträten. Er stützt sich dabei auf Untersuchungen mit Ratten, die unter bestimmten Bedingungen VC erhöht zu synthetisieren vermögen (s. unten). Auch HOUGH u. JONES (1951) formulieren die AS-Bildung in gleicher Weise.



2. Eine ähnliche Auffassung vertritt SMITH (1952), der die Biosynthese des VC an Kartoffelgewebeschnitten untersuchte. Wie im ersten Teil der Arbeit näher ausgeführt wurde, tritt hier als Folge der Verletzung eine erhöhte Atmung und gesteigerter VC-Gehalt auf. SMITH hat nun in entsprechender Form wie BHARANI u. Mitarb. die Wirkung von Fermentinhibitoren auf die VC-Bildung beobachtet und festgestellt, daß die Glykolysehemmung und die Unterbrechung des Krebscyclus auch die VC-Synthese beeinträchtigen. Auf Grund seiner Befunde nimmt SMITH ebenfalls an, daß die AS durch einen dissimilatorischen Vorgang gebildet wird und daß der klassische Weg der Hefe- und Muskelatmung von EMBDEN-MEYERHOF dabei eingehalten wird. Nach dem auf S. 169 stehenden Schema 1 hält auch er eine Resynthese der durch oxydativen Abbau entstandenen 3-C-Körper zu AS für möglich und sieht als die entscheidenden 3-C-Körper Dioxyaceton und Glycerinaldehyd an, die sich durch Aldolkondensation zu L-Sorbose vereinigen sollen. Über Ketogulonsäure soll die Sorbose dann zu AS übergehen.

Schema 1. *Der Weg der Glykolyse und das vorgeschlagene Schema der Ascorbinsäurebildung nach* F. G. SMITH (1952).

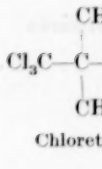


Dabei sind alle vorkommenden Reaktionen in Pflanzen und Tieren nachgewiesen und der enzymatische Mechanismus bekannt. Lediglich der Übergang von L-Sorbose zu L-AS ist noch nicht in seinem enzymatischen Ablauf entdeckt worden. Im Rattendarm freilich soll diese Umwandlung nach SZTARECSKY (1938) stattfinden und nachgewiesen sein. Ebenso wird die Umwandlung von L-Sorbose zu 2-Keto-L-Gulonsäure, die in vitro durchführbar ist, durch *Aspergillus gluconicus* von BERNAUER (1940) und von 2-Keto-L-Gulonsäure zu AS durch *Aspergillus niger von* GALLI (1946) berichtet (s. Nachtrag S. 197).

3. Einen anderen, freilich biochemisch noch undurchsichtigen Weg der AS-Synthese halten NATH u. Mitarb. (1952) für möglich. Auch sie nehmen Hexosen als Ausgangssubstanz der AS-Bildung an. Die Beobachtung, daß Acetessigsäure bzw. ihre Salze bei Injektion in Ratten

den VC-Gehalt steigern, veranlaßte sie zu entsprechenden Versuchen an Mungobohnen. Sie behandelten die Bohnen mit Glucose oder Kaliumacetacetat oder kombiniert mit beidem und schließlich mit einem in vitro erhaltenen Kondensationsprodukt aus Glucose und K-Acetacetat, das eine nicht näher bezeichnete Furanstruktur besitzen und strukturell der AS ähneln soll. Nach ihren Ergebnissen steigert Glucosegabe allein den VC-Gehalt nur wenig. Während das acetessigsaure Salz allein und mit Glucose zusammen geboten jedoch die Kontrollen unterschreitet, soll das Kondensationsprodukt je nach Konzentration eine größere Erhöhung des VC-Gehaltes bewirken. Über den Vorgang in vivo bringen die Autoren allerdings keinerlei Angaben.

4. Die anglo-amerikanische Forschergruppe sieht nicht minder Hexosen als erste Vorstufen der AS-Synthese an, doch vermuten sie auf Grund vieler Beobachtungen einen anderen Weg der AS-Bildung als die indische Gruppe.


Chloreton

An Ratten, die mit Luminal-Na oder einem aus Chloroform und Aceton gebildeten tertiären Alkohol, dem sog. Chloreton, durch Injektion behandelt worden waren, hatte man beobachtet, daß im Urin in erhöhtem Maß VC ausgeschieden wurde, und zwar auf Grund einer gesteigerten VC-Synthese (LANGENECKER u. Mitarb. 1939, ROBERTS u. SPIEGL 1947).

Es zeigte sich freilich, daß die genannten Substanzen lediglich eine stimulierende Wirkung besitzen, daß andere Stoffe aber wie gewisse Aminosäuren, Brenztraubensäure, Glycerinaldehyd und Hexosediphosphat als Nährsubstrate in vitro die Vorstufen zur AS-Bildung liefern können (SMYTE u. KING 1942). Auf dem Wege der Förderung der VC-Bildung durch diese Substanzen hoffte man nun, einen Einblick in den biochemischen Gang der VC-Synthese gewinnen zu können. HOUGH und JONES (1951) hatten in ihren Untersuchungen über die Bildung von Monosacchariden schon einige Hinweise darauf gegeben, daß die Synthese des VC aus intermediären Spaltprodukten erfolgen könne. Zuvor hatten JACKEL u. Mitarb. (1950) eine Arbeit vorgelegt, die auf Grund von Versuchen mit markiertem Kohlenstoff die Deutung zuließ, daß Hexosen, insbesondere die Glucose, ohne eine Fragmentierung in zwei 3-C-Körper direkt in AS übergingen. Bei Verwendung von Glucose, die in allen Positionen mit C^{14} markiert war und intraperitoneal injiziert wurde, war nämlich die im Urin von chloretonisierten Ratten ausgeschiedene AS ebenfalls in allen Positionen als radioaktiv befunden worden. Die Zweifel, die aus diesen widersprechenden Ergebnissen entstanden, wurden freilich noch nicht behoben. Denn in einer späteren Veröffentlichung (KING u. Mitarb. 1951) neigten die Autoren infolge neuerer Ergebnisse wieder der Ansicht zu, daß die VC-Synthese doch

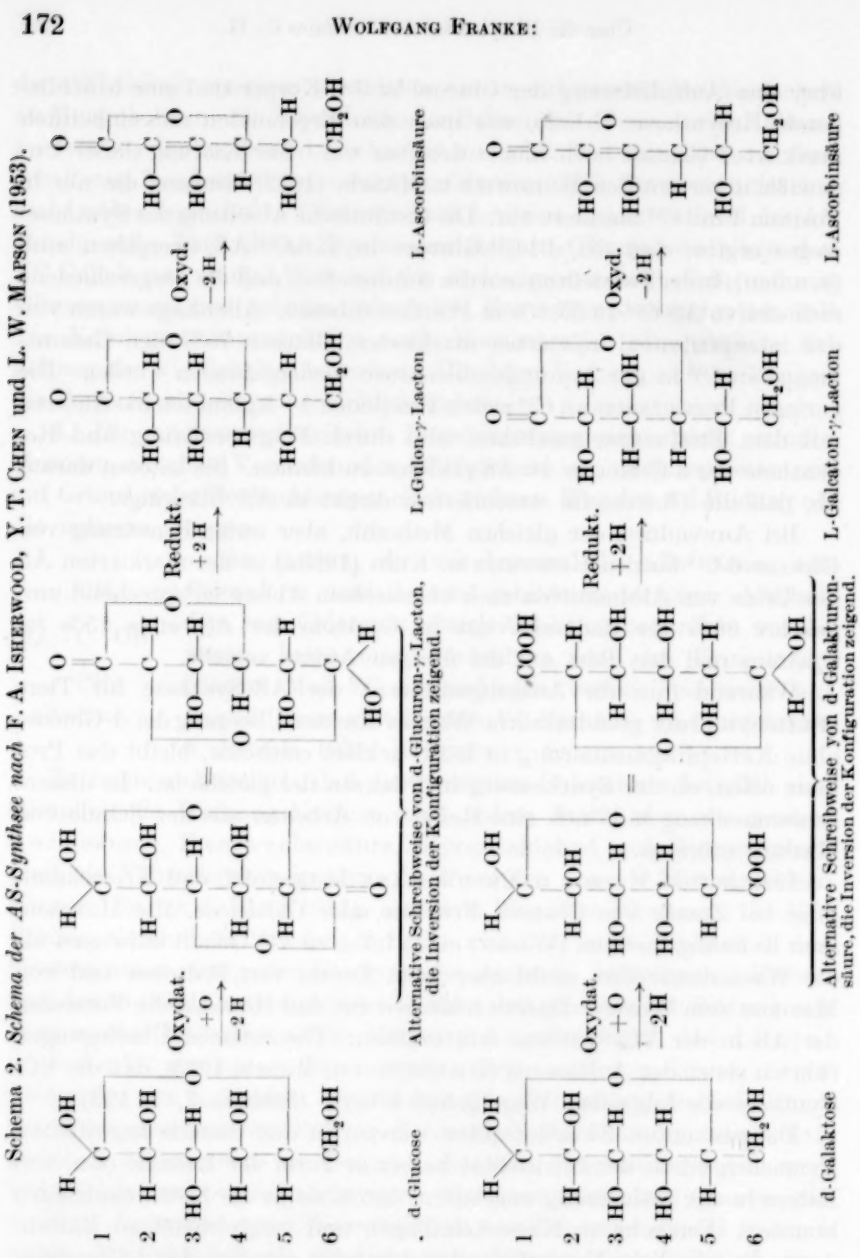
über eine Aufsplitterung der Glucose in 3-C-Körper und eine anschließende Resynthese verliefe, was nach den Ergebnissen mit einheitlich markierter Glucose noch immer denkbar war. Zur Klärung dieser Ungewißheit verwandten HOROWITZ u. Mitarb. (1952) Glucose, die nur in Position 1 mit C^{14} markiert war. Die theoretische Ableitung des Syntheseweges ergibt, daß die d-1-C^{14}-Glucose in L-6-C^{14}-AS übergehen muß (s. unten). In der Tat stellten nun die Autoren fest, daß die ausgeschiedene radioaktive AS C^{14} zu 55,8% in Position 6 besaß. Allerdings waren von der intraperitoneal injizierten markierten Glucose 75% der Gesamtmenge an C^{14} in der Atmungskohlensäure wiedergefunden worden. Die geringen Prozentsätze an C^{14} in den Positionen 1—5 glaubten die Autoren mit dem Stoffwechselgeschehen, also durch Fragmentierung und Resynthese der 3-C-Körper zu AS erklären zu können. Sie leiteten daraus ab, daß die Glucose im wesentlichen direkt in AS überginge.

Bei Anwendung der gleichen Methodik, aber unter Benutzung von Glucose-6-C^{14} fanden HOROWITZ u. KING (1953a) in der markierten AS des Urins von Albinoratten nach chemischem Abbau entsprechend umgekehrt 60% der Radioaktivität im C_1-Atom der AS, etwa 15% im C_6-Atom und den Rest auf die übrigen Atome verteilt.

Während nun die Ausgangssubstanz der AS-Synthese für Tiere (Ratten) und der grundsätzliche Weg als direkter Übergang der d-Glucose ohne Kettenfragmentierung in L-AS geklärt erscheint, bleibt das Problem offen, ob der Syntheseweg in Pflanzen der gleiche ist. In diesem Zusammenhang läßt sich eine Reihe von Arbeiten aus der Schule von MAPSON erörtern.

1949 hatten MAPSON u. CRUICKSHANK festgestellt, daß Kressekeimlinge bei Zusatz von Glucose, Fructose oder Galaktose, also Hexosen, zum Keimungsmedium (Wasser) einen höheren VC-Gehalt aufwiesen als die Wasserkontrollen, nicht aber beim Zusatz von Pentosen und von Mannose zum Wasser. Daraus schlossen sie, daß Hexosen die Vorstufen der AS in der VC-Synthese sein müßten. Theoretische Überlegungen führten sie zu der Auffassung (ISHERWOOD u. Mitarb. 1953), daß die VC-Synthese die folgenden Wege gehen könnte (Schema 2, S. 172):

Die genannten Zwischenstufen wurden in den danach angestellten Versuchen schon der Intrabilität halber in Form der Lactone oder von Estern in der Nährlösung angeboten, damit sie in die Zellen eindringen konnten. Versuche an Kressekeimlingen und vergleichend an Ratten, denen die jeweiligen Vorstufen injiziert wurden, ergaben, daß d-Glucuronsäure und L-Gulonsäure in diesen Organismen in L-AS transformiert werden, da die VC-Gehalte der Pflanzenextrakte bzw. des Urins gegenüber der Kontrolle erhöht waren. Ähnlich verhielt es sich mit d-Galacturonsäure und L-Galactonsäure. Gemäß dem Schema ist der entscheidende Schritt der VC-Synthese in der Umwandlung der d-Struktur in



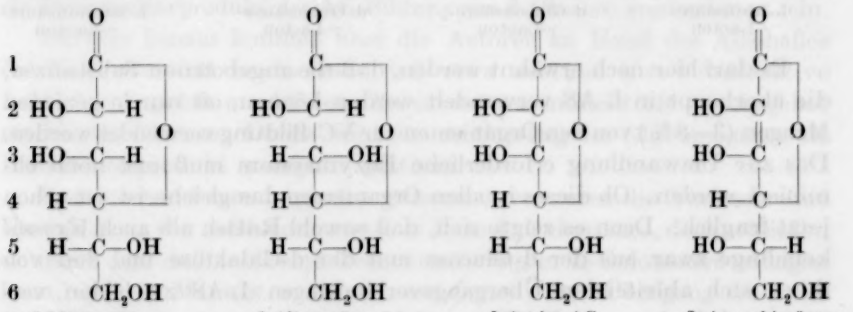
Schema 2. *Schema der AS-Synthese nach* F. A. ISHERWOOD, Y. T. CHEN und L. W. MAPSON (1953).

die L-Struktur zu sehen. Dabei muß die Position 1 der Glucose bzw. der Galaktose zur Position 6 der AS werden. Daß dies in der Tat geschieht, beweisen die Ergebnisse von HOROWITZ u. Mitarb. (1952) mit der Tracertechnik (s. oben).

In einer weiteren Arbeit (ISHERWOOD u. Mitarb. 1954) gehen die Verff. auf diese Untersuchungen ausführlicher ein. Von den denkmöglichen Biosynthesewegen führt der eine von Hexosen über Triosephosphate, d. h. über die Fragmentierung der 6-C-Kette zu 3-C-Körpern, mit anschließender Resynthese zur AS. Der andere Weg umfaßt die Möglichkeit der direkten Umwandlung der Hexosen zu AS.

Für den ersten Weg sprach die Beobachtung der Autoren, daß mit der Bildung der AS bei Glucosefütterung auch eine Bildung von d-Glycerinsäure in keimenden Kressesamen wie auch in den Ratten einhergeht. Eine diesbezügliche spezielle Bearbeitung der Frage, ob diese Parallelität der Bildung in direktem kausalem Zusammenhang mit der AS-Bildung steht (ISHERWOOD u. Mitarb. 1954b), ergab jedoch, daß ein solcher nicht vorhanden ist. Denn die Fütterung der Keimlinge bzw. die Injizierung der Ratten mit den mutmaßlichen Vorstufen d-Glucuronsäure und L-Gulonsäure erhöht zwar den AS-Gehalt, nicht aber die Konzentration an d-Glycerinsäure, die sich in diesem Falle sogar verringerte. Nach Ansicht der Autoren wird damit die Auffassung ausgeschlossen, daß die VC-Bildung über die Resynthese von 3-C-Körpern verlaufen könne. Sie erachten aber die Mitwirkung ein und derselben Enzymgruppe an der Bildung beider Verbindungen, der Glycerinsäure und der AS, aus Glucose für möglich. Weiterhin spricht auch ihre Beobachtung, daß Glycerinaldehyd als Nährsubstrat den VC-Gehalt sogar vermindert, gegen eine Biosynthese des VC durch Koppelung zweier 3-C-Körper.

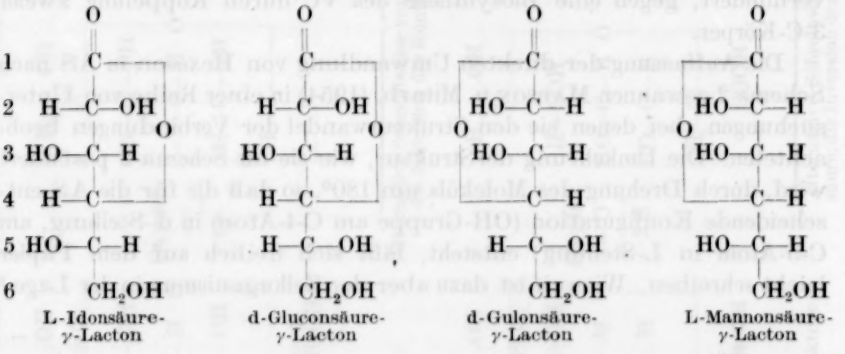
Die Auffassung der direkten Umwandlung von Hexosen in AS nach Schema 2 gewannen MAPSON u. Mitarb. (1954) in einer Reihe von Untersuchungen, bei denen sie den Strukturwandel der Verbindungen beobachteten. Die Umkehrung derStruktur, wie sie im Schema 2 postuliert wird, durch Drehung des Moleküls um 180°, so daß die für die AS entscheidende Konfiguration (OH-Gruppe am C-4-Atom in d-Stellung, am C-5-Atom in L-Stellung) entsteht, läßt sich freilich auf dem Papier leicht schreiben. Wieweit ist dazu aber der Zellorganismus in der Lage?



d-Mannonsäure-γ-Lacton | d-Altronsäure-γ-Lacton | d-Arabo-AS (Iso-AS) | L-Ascorbinsäure

Was geschieht insbesondere, wenn das Hydroxyl am C-5-Atom sich in d-Stellung befindet? Rein theoretisch wäre die Bildung der d-Arabo-AS (Iso-Ascorbinsäure) zu erwarten. Fütterungsversuche mit einer Vielzahl von Zuckersäurederivaten brachten die Verfasser zu dem Ergebnis, daß in der Tat bei Ratten injiziertes d-Mannonsäure-γ-Lacton und bei Kressekeimlingen verfüttertes d-Altronsäure-γ-Lacton, die beide die Hydroxylgruppe am C-5-Atom in d-Stellung tragen, in der Bildung von Iso-AS resultierte (Formeln s. S. 173 unten).

Gleichzeitig zeigte sich aber auch, daß von allen angebotenen Verbindungen nur L-Gulonsäure, L-Galactonsäure, d-Glucuronsäure und d-Galacturonsäure zu L-AS weiterverarbeitet werden. Es ergibt sich ferner eine offensichtliche Substratspezifität, denn die L-Stellung der OH-Gruppe am C-2-Atom der vier genannten Säuren wie auch der d-Mannonsäure und d-Altronsäure, bzw. die d-Stellung der OH-Gruppe am C-5-Atom der Glucose und Galaktose, entscheidet darüber, daß eine Umwandlung zu L-AS erfolgt. Befindet sich die OH-Gruppe am C-2-Atom in der d-Stellung wie z. B. bei L-Idonsäure und d-Gluconsäure, so können weder Ratten noch Kressekeimlinge die Verbindungen zu L-AS umwandeln. Als weitere strukturelle Vorbedingung für die Aktivierung des Substrates muß die rechtsseitige Stellung des Lactonringes gelten. Verbindungen mit linksseitigem Lactonring, wie d-Gulonsäurelacton und L-Mannonsäurelacton, werden ebenfalls nicht weiterverarbeitet.



Es darf hier noch erwähnt werden, daß die angebotenen Substanzen, die überhaupt in L-AS verwandelt werden können, oft nur in geringen Mengen (3—8%) von den Organismen zur VC-Bildung verwendet werden. Das zur Umwandlung erforderliche Enzymsystem muß erst noch eliminiert werden. Ob dieses in allen Organismen das gleiche ist, ist schon jetzt fraglich. Denn es zeigte sich, daß sowohl Ratten als auch Kressekeimlinge zwar aus der d-Glucose und der d-Galaktose und den von ihnen sich ableitenden Übergangsverbindungen L-AS zu bilden vermögen, daß aber nur die Ratten d-Mannonsäure und nur die Kresse-

keimlinge d-Altronsäure zu d-Arabo-AS umzuwandeln imstande sind. Eine Vertiefung der Kenntnisse über den Enzymapparat bei der Umwandlung der genannten Stoffe zu L-AS gewannen Mapson u. Mitarb. (1954) durch Versuche über die Umwandlung von Galactonsäure-γ-Lacton zu L-AS in vitro. Eine aus Pflanzenextrakten von Erbsen und Mungobohnen gewonnene Mitochondrienfraktion vermochte nämlich diese Umwandlung zu bewerkstelligen. Dabei stellte sich heraus, daß von der angebotenen Menge Galactonsäure-γ-Lacton nur etwa 40% umgewandelt werden. Offenbar geht ein Teil der Verbindung während des Versuches in freie Galactonsäure über, die nicht in L-AS transformiert werden kann. Zur näheren Prüfung des Enzymsystems wandten die Verfasser auch Enzymgifte an. Cyanid hemmt die Umwandlung. Das weist auf die Teilnahme der Cytochromoxydase hin. Auch die Hemmung durch Azide und durch Kohlenmonoxyd, letztere nur in der Dunkelheit, deutet auf eine Beteiligung des Cytochromsystems. Das die Phosphorylierungsvorgänge hemmende 2,4-Dinitrophenol hatte keinen Einfluß.

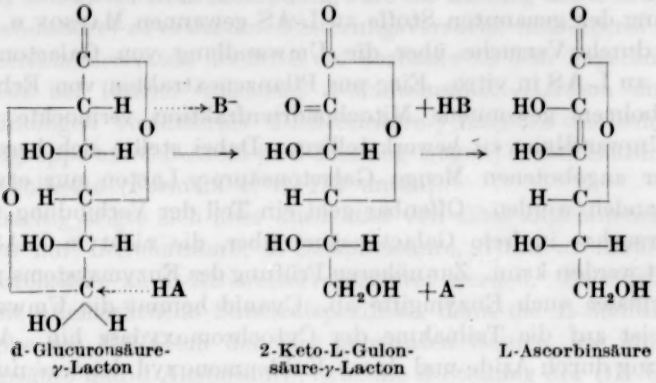
So ergibt sich also aus diesen Versuchen eine Mitwirkung des Atmungsenzymapparates, insbesondere des Terminalatmungssystems, und die Mitwirkung cytoplasmatischer Strukturen. Es darf aber nicht verhehlt werden, daß die in vivo beobachtete Umwandlung des L-Gulon-γ-Lactones zu L-AS bei solchen in-vitro-Versuchen nicht gelang.

Eine weitere Stütze dieser Auffassung, daß d-Glucose als Vorstufe über die Zwischenstufen d-Glucuronsäure und L-Gulonsäure zu L-AS verwandelt wird, liefert eine Arbeit von Horowitz u. King (1953b). Auch sie injizierten chloretonisierten Albino-Ratten die mutmaßliche Vorstufe d-Glucuronsäure in Form des Lactons, wobei die Glucuronsäure in allen Positionen mit C^{14} markiert war. Etwa 50% der markierten Substanz wurden unverändert im Urin ausgeschieden. Die im Urin aufgefundene radioaktive L-AS zeigte aber in großartiger Übereinstimmung mit der Theorie eine gleichmäßige Aktivität an allen Positionen der L-AS. Damit dürfte die d-Glucuronsäure mit größter Wahrscheinlichkeit als ein Intermediärprodukt der AS-Bildung aus d-Glucose anzunehmen sein.

Darüber hinaus konnten aber die Autoren an Hand des Ausmaßes der Radioaktivität nachweisen, daß etwa achtmal soviel radioaktive L-AS bei Angebot markierter Glucuronsäure entsteht als bei Angebot markierter Glucose. Damit wird die Auffassung der Glucuronsäure als Intermediärprodukt weiterhin gestützt.

Entsprechend dem folgenden Schema 3 vermuten die Verfasser eine Umwandlung der d-Glucuronsäure in Keto-L-Gulonsäure, doch schließen sie nicht aus, daß auch eine Transformierung in L-Gulonsäure erfolgen kann, wie sie Mapson u. Mitarb. annehmen. Der Übergang über die Diketogulonsäure ist jedoch nur in Form des Lactons denkbar, da der

Schema 3. *Schema der Umwandlung der d-Glucuronsäure über 2-Keto-L-Gulonsäure in L-Ascorbinsäure nach* HOROWITZ *und* KING (1953).



Abbau der DAS zu Diketogulonsäure nach den bisherigen Erfahrungen irreversibel ist.

Überblicken wir nun die bisher geschilderten biochemischen Untersuchungen, so geht daraus hervor, daß die erste Vorstufe der AS-Bildung eine Hexose, insbesondere d-Glucose und d-Galaktose sein kann. Mannose kann nach MAPSON u. Mitarb. als solche nicht dienen, BHARANI u. Mitarb. wollen eine Förderung der VC-Synthese durch Mannose beobachtet haben. Die Transformation in L-AS ist mit Atmungsvorgängen, d. h. letztlich mit O_2-Verbrauch verbunden. Ob nun freilich der direkte Übergang der Hexose in L-AS nach der Auffassung der anglo-amerikanischen Forschergruppe erfolgt oder aber eine Aufspaltung der 6-C-Kette in zwei 3-C-Körper vorausgeht, wie es die indische Gruppe und SMITH annehmen, oder ob beide Wege in der Natur beschritten werden, muß einer endgültigen Klärung durch vertiefte Untersuchung des enzymatischen Apparates vorbehalten bleiben. Die Hemmwirkung der Inhibitoren betrifft sowohl die Glykolyse als auch den Krebscyclus bei der Unterbrechung des VC-Bildungsvorganges und läßt somit die Entscheidung auch noch offen. Auf jeden Fall aber, so läßt sich zusammenfassend sagen, reihen sich alle diese geschilderten Ergebnisse ein in die festgestellten Beziehungen zwischen VC-Spiegel und Atmungsintensität.

III. Die Beziehungen zwischen Photosynthese und VC-Bildung.

Es ist nun an der Zeit, die beobachteten und nicht zu leugnenden Beziehungen zwischen VC-Bildung und Photosynthese und auch die Korrelationen zwischen VC-Gehalt und Chlorophyll- bzw. Carotinoidgehalt zu erörtern. Wie schon zu Eingang des ersten Teiles der Arbeit erwähnt wurde, finden sich in der Literatur viele Hinweise auf diese Beziehung (z. B. GIROUD 1938, SUGAWARA 1939, NEUBAUER 1939, BUKATSCH 1939/40, MOLDTMANN 1939/40, WEBER 1940a).

Am deutlichsten hat sich DISCHENDORFER (1937) ausgesprochen. Nach seiner Ansicht müßte die AS ein Assimilationsprodukt darstellen, das gleichsam auf einem Nebenweg parallel zu den primären Assimilationsprodukten entstünde. DISCHENDORFER fühlte sich in dieser Annahme bestärkt durch die Beobachtung, daß beim histochemischen Nachweis der AS mit $AgNO_3$ der entstehende braune Niederschlag den Chloroplasten aufgelagert erscheint. Nun ist aber zum einen noch keine Handhabe gefunden worden, die den biochemischen Weg einer solchen Assimilatbildung andeutet. Zum anderen hat PEKAREK (1938) den Nachweis erbracht, daß der Silberniederschlag nicht im Chloroplasten, sondern nur auf seiner Oberfläche, und zwar lediglich über dem Stroma, nicht aber über den Grana auftritt. So erscheint eine netzartige Struktur, deren Lücken gerade von den das Chlorophyll enthaltenden Grana eingenommen wird. Weiterhin sind in neuerer Zeit Zweifel an der Bildung des $AgNO_3$-Niederschlages am Chloroplasten direkt erhoben worden. So haben NAGAI (1950/51) und NAGAI u. EIZI (1952) mitgeteilt, daß nach ihren Beobachtungen beim Nachweis reduzierender Substanzen in der Zelle mit $AgNO_3$ zuerst Fällungen im Zellsaft entstehen, die dann sekundär an die Chloroplasten wandern. Damit wäre diesem Argument DISCHENDORFERS der Boden entzogen. Darüber hinaus bleibt aber die Tatsache bestehen, daß AS auch in chlorophyllfreien Organen gebildet werden kann.

Viele Autoren gelangen zu der Deutung, daß VC im Zusammenhang mit der Photosynthese gebildet würde, auf Grund festgestellter Beziehungen zwischen Chlorophyllgehalt oder Assimilationsintensität und VC-Gehalt, ohne jedoch diese Beziehung physiologisch und biochemisch näher zu erklären. Gehen wir indessen von dem Gesichtspunkt aus, daß die VC-Synthese ein dissimilatorischer Vorgang ist, so leuchtet es ein, daß die Synthese gefördert werden kann, wenn geeignete Vorstufen in größerer Menge vorhanden sind. Demnach kann die Bildung primärer Assimilate, die wie z. B. bei Glucose natürlich bei lebhafter Photosynthese in verstärktem Maße erfolgt, unter bestimmten, noch näher zu erörternden Bedingungen auch Ursache einer erhöhten VC-Bildung sein. Damit scheinen mir die Beziehung zwischen VC-Synthese und Photosynthese sehr einfach erklärt und die Widersprüche behoben zu sein. Denn wo reichlich assimiliert wird, kann auch VC gebildet werden. So läßt sich z. B. die Angabe POPOVSKAJAS (1950) verstehen, daß der AS-Gehalt in Blättern von *Solanum tuberosum* und *lycopersicum* im Laufe des Tages periodisch parallel mit der Photosyntheseintensität schwankt. Wo verwertbare Vorstufen in reichlichem Maße vorhanden sind, wie in Knollen, Rhizomen und Samen, kann aber ebenfalls VC unter der Voraussetzung erhöhter Atmung entstehen, auch wenn keine Photosynthese parallel läuft.

In diesem Zusammenhang sei noch einmal auf die Beobachtung von GLICK (1937) und MOLDTMANN (1939/40) eingegangen, die festgestellt hatten, daß bei Keimlingen nach einem anfänglichen Ansteigen des AS-Gehaltes ein Absinken folgte, das erst nach dem Ergrünen der Keimblätter sich wieder in eine Zunahme wandelte. Daraus schlossen sie, daß die VC-Bildung von der Photosynthese abhängig sei. Nach unserer jetzt gewonnenen Einsicht beruht dieser zweite Anstieg, abgesehen von der unglücklichen Wahl des FG als Bezugseinheit (s. 1. Teil der Arbeit) auf der Neubildung von Assimilaten, die im Zusammenhang mit dem Wiederanstieg der Atmungsintensität auch als Vorstufen der VC-Bildung dienen können.

Einen schönen Beweis für die Richtigkeit der Auffassung, daß die Bedeutung der Photosynthese für die VC-Synthese lediglich auf der Bereitstellung von Assimilaten als Ausgangsmaterial der VC-Bildung beruht, stellen die Ergebnisse von K. u. M. WEISSENBÖCK (1940) dar. Sie verglichen reservestoffhaltige, normal assimilierende Keimlinge verschiedener Arten mit solchen, die in CO_2-freier Atmosphäre gehalten wurden. Dabei ergaben sich für die an der Photosynthese infolge CO_2-Mangels gehinderten Keimlinge keine geringeren, sondern teilweise sogar etwas höhere AS-Gehaltswerte (Tabelle 2, S. 588). Bemerkenswerterweise zeigten auch die ihrer Kotyledonen beraubten Keimlinge von *Vicia faba* keinen Unterschied im AS-Gehalt, ob sie (wohl mit Hilfe der Primärblätter) assimilierten oder daran gehindert waren. Erwachsene Pflanzen dagegen, deren aus den Samen stammende Reservestoffe aufgebraucht waren, wiesen bei Phostoynthesehemmung geringere AS-Gehalte auf. Die assimilierenden Kontrollen aber konnten die erforderlichen Assimilate offensichtlich für die VC-Synthese bereitstellen.

Die vielen Angaben über die Beziehung zwischen Chlorophyllgehalt und VC-Bildung müssen mit SEYBOLD u. MEHNER (1948) unter dem Gesichtspunkt der Assimilationsleistung betrachtet werden. Die Verfasser weisen darauf hin, daß eine Proportionalität zwischen VC-Gehalt und Chlorophyllgehalt *nicht* besteht, wohl aber ein Zusammenhang zwischen dem VC-Gehalt und der Anzahl an photosynthetisch aktiven Chloroplasten. Aureaformen, deren Blätter bekanntlich durch einen geringeren Chlorophyllgehalt als normalgrüne Blätter charakterisiert sind, besitzen nämlich in vielen Fällen gegenüber den normalgrünen Blättern den gleichen oder gar einen höheren VC-Gehalt. Das widerspricht scheinbar der angegebenen Beziehung. Berücksichtigt man aber, worauf SEYBOLD u. MEHNER nachdrücklich aufmerksam machen, daß die photosynthetische Leistung von Aureablättern der von grünen Blättern nicht oder kaum nachsteht, und daß, was mir ferner bedeutsam erscheint, Aureablätter meist keine Assimilationsstärke aufweisen, sondern „Zuckerblätter" sind, so läßt sich das Verhalten der Aureablätter

in bezug auf den VC-Gehalt ohne Schwierigkeit verstehen. Denn die VC-Bildung als ein mit der Atmung verknüpfter Vorgang kann bei etwa gleichem Angebot verwertbarer Vorstufen in grünen wie in Aureablättern unter den gleichen äußeren Umständen gleich hoch sein. Da die Umwandlung von Stärke zu Zucker bei den Aureablättern entfällt, kann unter Umständen sogar ein höherer VC-Gehalt resultieren.

Albinotische Blätter, die, wie SEYBOLD u. MEHNER eingehend begründen, nicht mit Aureaformen gleichgesetzt werden dürfen, und chlorophyllfreie Blütenblätter dagegen ermangeln der Photosynthesefähigkeit. Ihr geringerer VC-Gehalt beruht darauf, daß Glucose oder andere Vorstufen erst mit dem Stofftransport herangeführt werden müssen. Freilich mag es auch sein, daß wenigstens ein Teil des VC als allochthones Produkt eingelagert wird. Dazu ist allerdings erst der Nachweis zu führen, ob und in welchem Maße VC überhaupt transportiert wird. Die Tatsache, daß Blütenblätter beim Bezug auf das TG sogar höhere VC-Gehalte als grüne Blätter besitzen können, worauf SEYBOLD u. MEHNER hinweisen, läßt auf die Fähigkeit dieser Organe zur VC-Bildung schließen. Daraus wiederum ist zu erkennen, daß die Beziehung der VC-Synthese zur Photosynthese nur sekundär ist.

Schließlich ist noch die mehrfach beobachtete Beziehung zwischen VC-Gehalt und Carotinoidgehalt (GIROUD 1938, NEUBAUER 1939, WEBER 1940b, BUKATSCH 1943) zu erörtern. Eine entscheidende Mitwirkung der Carotinoide an der Photosynthese, wie sie WEBE (1940b) verstehen will, ist nach dem derzeitigen Stande der Photosyntheseforschung nicht anzunehmen. Es ist jedoch nicht zu leugnen, daß carotinoidreiche Gewebe, insbesondere plasmochrome Blütenblätter, die gewiß nicht photosynthetisch aktiv sind, durchschnittlich höhere VC-Gehalte aufweisen als chymochrome (SEYBOLD u. MEHNER 1948). Nach SEYBOLD (1954) befinden sich farbige Blumenblätter, physiologisch gesehen, gegenüber grünen Laubblättern in einem Zustand der Reduktion etwa ähnlich dem herbstlich verfärbten bunten Laub. Dieser ist jedoch bei plasmochromen Blumenblättern weniger weit fortgeschritten als bei chymochromen. Aus dieser physiologisch-typologischen Einstufung heraus hält SEYBOLD eine Deutung des Verhaltens der verschieden weit reduzierten Blumenblätter für möglich, daß nämlich im Sinne eines abgestuften Stoffwechselvermögens auch ein unterschiedliches VC-Bildungsvermögen besteht.

Daß dem Carotin lichtphysiologisch eine Funktion im Zusammenhang mit der VC-Bildung zukommt, entbehrt bisher der Beweise, wie im Abschnitt über die Wirkung des Lichtes auf die VC-Synthese noch erörtert werden wird.

Zusammenfassend dürfen wir feststellen, daß die Beobachtung einer Beziehung zwischen Photosynthese und VC-Bildung nicht im Wider-

spruch zu der Erkenntnis steht, daß die VC-Bildung mit dem Atmungsstoffwechsel verknüpft ist. Die durch die Photosynthese gebildeten Produkte können zugleich Vorstufen für die VC-Synthese darstellen und bei Anreicherung und unter der Voraussetzung, daß die erforderlichen Bedingungen für eine gesteigerte VC-Bildung als Folge erhöhter Atmung erfüllt sind, die Erhöhung des VC-Gehaltes wohl bewirken. Die Vorstellung dagegen, daß VC ein direktes Assimilat sei, läßt sich nicht vertreten, da auch chlorophyllfreie Organe und Pflanzen VC zu bilden vermögen, wenn sie in genügendem Ausmaß über dazu geeignete Vorstufen verfügen.

IV. Die Abhängigkeit der VC-Synthese von inneren und äußeren Faktoren.

In der bisherigen Darstellung ist wiederholt darauf hingewiesen worden, daß nicht jede Atmungssteigerung auch eine Erhöhung des VC-Gehaltes zur Folge haben muß. Denn zum einen kann zwar die VC-Synthese erhöht werden, gleichzeitig jedoch die Oxydation der AS zu DAS und die Umwandlung zu nicht mehr antiskorbutisch wirksamen Verbindungen so beschleunigt werden, daß der VC-Gehalt als Bilanz der aufbauenden und der abbauenden Vorgänge sich nicht wesentlich ändert. An der Ursache dafür können verschiedene äußere Faktoren beteiligt sein. Zum anderen aber besteht gewiß auch eine innere Stoffwechseldisposition der biochemischen Vorgänge, die hinsichtlich der Atmung, d. h. dem oxydativen Abbau der organischen Substanzen, über verschiedene Wege ablaufen können. Wie schon im Abschnitt über die Biochemie der VC-Synthese dargetan worden ist, ist es denkbar, daß sowohl der „klassische Weg" der biochemischen Atmungsvorgänge bei der VC-Synthese über vorausgehende Glykolyse nach EMDEN-MEYERHOF-PARNASS und den Tricarbonsäurecyclus nach MARTIUS-KREBS-OCHOA eingehalten wird, als auch der Weg der direkten Umwandlung der Glucose oder Galaktose in AS beschritten wird. In neuerer Zeit werden nun noch weitere biochemische Reaktionswege genannt, die zwar nicht minder zum Abbau der organischen Substanz führen, aber von den bisher bekannten Bahnen abweichen (GIBBS 1954). Je nach den dabei entstehenden Intermediärprodukten und den von den Organismen benutzten Mechanismen können so die verschiedensten Produkte entstehen, wie man es sich bei der Vielzahl von Stoffen, die in Organismen gebildet werden, auch vorstellen muß.

Selbst wenn die Pflanzen über mehrere oder alle diese Mechanismen verfügen sollten, ist nicht zu erwarten, daß sie an jeder Stelle und zu jeder Zeit diese Mechanismen betätigen. Vielmehr ist anzunehmen, daß innere Bedingungen, vielleicht gekoppelt mit äußeren, darüber entscheiden, welcher der biochemischen Wege allein oder zusätzlich beim oxydativen Abbau beschritten wird.

Daher darf es nicht wundernehmen, wenn in manchen Fällen trotz Steigerung der Atmungsintensität der VC-Gehalt gleichbleibt oder gar absinkt. Denn es mag Mechanismen geben, bei denen die für die VC-Synthese erforderlichen Vorstufen gar nicht auftreten.

1. Innere Faktoren.

Um ein Beispiel für die zuletzt genannte Abhängigkeit der VC-Bildung von inneren Faktoren, d. h. in diesem Falle von dem spezifischen biochemischen Atmungsablauf zu bringen, sei die Beziehung zwischen VC-Gehalt und Atmung im Spadix (Kolben) der *Araceen* angeführt.

F. Weber (1950) hat den Gedanken erwogen, daß die im Kolbenende (Appendix) von *Sauromatum guttatum* während der Öffnung der Spatha beobachtete starke, mit erheblicher Erwärmung verbundene Steigerung der Atmungsintensität mit einer Erhöhung des VC-Gehaltes einhergehen könnte, wie sie bei keimenden Samen festgestellt wurde. In einem leider nicht genauer geschilderten Versuch hat er den AS-Gehalt des Appendix von *Sauromatum* vor, während und nach der Anthese bestimmt. Bedauerlicherweise hat er dabei den Gesamt-VC-Gehalt nicht ermittelt. Er fand:

Vor dem Aufblühen	74—100 mg-% AS
Während des Wärmemaximums .	157—189 mg-% AS
Nach dem Blühen	4—6 mg-% AS.

Die eigentliche Anthese vollzieht sich an einem Tage innerhalb weniger Stunden. Die starke Erhöhung der Atmungsintensität und die fühlbare Erwärmung des Appendix setzt mit dem Öffnen der Spatha um den Kolben am frühen Morgen ein und erreicht gegen Mittag ein Maximum, dem ein rascher Abfall folgt. Gleichzeitig schließt sich die Spatha wieder teilweise.

Van Herk (1937a—c) hat in einer eingehenden Untersuchung der chemischen Vorgänge im Sauromatumkolben beobachtet, daß die Atmungssteigerung auf die gelbe Rindenschicht des sterilen Appendix begrenzt ist, die zugleich auch einen erheblichen Vorrat an Stärke aufweist. Das weißliche Mark dagegen atmet bedeutend geringer und enthält nur Glucose, die während des Aktivitätsmaximums verschwindet, möglicherweise also abgeleitet wird. In der Rindenschicht fand Weber mit Hilfe der Tüpfelmethode an Querschnitten auch die AS lokalisiert, was als ein Hinweis auf einen Zusammenhang zwischen Atmung und VC-Bildung aufgefaßt werden könnte. Um einen solchen denkbaren Zusammenhang zu prüfen, habe ich einige eigene Versuche angestellt.

Mit der im ersten Teil der Arbeit beschriebenen Methodik wurden die Appendices von *Sauromatum guttatum* auf ihren VC-Gehalt und auf die Atmungsintensität in verschiedenen Entwicklungszuständen geprüft. Die Pflanzen wurden dazu bei 25° C gehalten, und auch alle Manipulationen wurden bei 25° C durchgeführt.

Die Untersuchungen sind erschwert durch die Unmöglichkeit, ein und dasselbe Individuum in mehreren Entwicklungszuständen zu analysieren. Ferner ist wie im Spargel die Verteilung des VC-Gehaltes in der Vertikalen unterschiedlich, d. h. die Basis des Appendix ist ärmer an VC als die Spitze. Dazu will es passen, daß nach VAN HERK (1937a) an der Basis auch die Atmungsintensität geringer ist als an der Spitze. Während und nach der Anthese jedoch kehrt sich das Verhältnis um: die Basis atmet relativ stärker als die Spitze und weist auch einen etwas höheren VC-Gehalt auf. In der Tabelle 1 habe ich Atmungswerte nach VAN HERK mit VC-Werten aus eigenen Versuchen zusammengestellt, um die geschilderten Verhältnisse zu verdeutlichen.

Tabelle 1. *Die Verteilung des VC im Sauromatumappendix und die Atmungsintensität entsprechender Abschnitte.* (Atmungsangaben nach VAN HERK 1937a.)

Am Tage der Anthese bezogen auf	Spitze		Mitte		Basis	
	FG	TG	FG	TG	FG	TG
Atmung um 8^{00} (max. Erwärmung an der Spitze) in mm^3 O_2/mg TG und h . .		35,3		12,7		9,5
AS-Gehalt in mg-% um 9^{00}	—	—	149,5	1607	145,8	1568
VC-Gehalt in mg-% um 9^{00}	—	—	168,1	1807	162,8	1750
AS-Gehalt in mg-% um 10^{00}	105		95,0		—	
VC-Gehalt in mg-% um 10^{00}	122		123		—	
AS-Gehalt in mg-% um 11^{00}	—		82,2		66,2	
VC-Gehalt in mg-% um 11^{00}	—		94,4		75,9	
Atmung um 14^{00} (max. Erwärmung an der Basis) in mm^3 O_2/mg TG und h . .		17,4		22,2		27,6
1 Tag nach der Anthese						
Atmung in mm^3 O_2/mg TG und h		2,7		3,3		4,1
AS-Gehalt in mg-% um 16^{30}	3,99	49,4	5,4	67,1	9,9	123,1
VC-Gehalt in mg-% um 16^{30}	13,37	165,6	14,69	182,0	21,8	270,1

In Abb. 1 sind zunächst diejenigen Ergebnisse graphisch dargestellt, die jeweils von Appendixabschnitten ein und desselben Individuums stammten. Ihr VC-Gehalt wurde am Tage vor der Anthese, am Tage der Spathaöffnung etwa zur Zeit des Wärmemaximums und ungefähr 6 Stunden danach sowie in der Postflorationsperiode ermittelt. Gleichzeitig kam jeweils ein Abschnitt des Appendix aus der unmittelbaren Nachbarschaft des analysierten Abschnittes in den URAS zur Bestimmung der CO_2-Ausscheidung.

Die gewaltige Steigerung der CO_2-Abgabe mit Beginn der Entfaltung der Spatha und der Reifung der Blüten ist aus der Darstellung eindeutig zu ersehen. Die damit verbundene Erwärmung des Appendix konnte

festgestellt werden. Aus den Kurven des AS- und VC-Gehaltes geht indessen hervor, daß eine Steigerung des Gehaltes nicht erfolgt, sondern daß vielmehr eine Abnahme eintritt, die mit dem Absinken der Atmungsintensität allerdings sehr stark wird. In der Periode der Postfloration vermindert sich die wieder geringe CO_2-Abgabe nur noch wenig, und auch der sehr verminderte VC-Gehalt sinkt nur noch etwas ab. Gegen die Ergebnisse kann man einwenden, daß sich die nacheinander von demselben Kolben abgetrennten Abschnitte nicht exakt miteinander vergleichen lassen. Denn zum einen ist eine Wirkung der Verletzung auf den verbleibenden Stumpf, der später zur Analyse kommt, zum anderen die unterschiedliche Verteilung des VC-Gehaltes in der Vertikalen zu bedenken. Es wurde zwar immer ein etwa 5 mm langer Abschnitt unterhalb der Schnittfläche verworfen, um nur intaktes Gewebe zu analysieren, doch war die unterschiedliche vertikale Verteilung des VC bei dieser Methodik nicht zu umgehen.

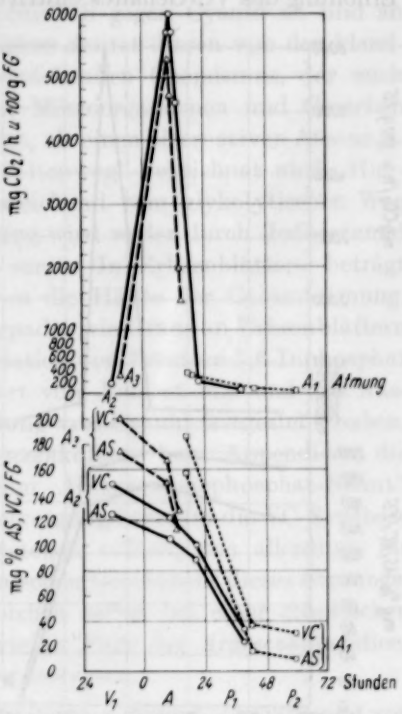


Abb. 1. CO_2-Abgabe und VC- und AS-Gehalt von Appendixabschnitten von *Sauromatum guttatum*, die von je einem Individuum abstammen (A_1, A_2, A_3) und nacheinander zur Verwendung kamen. Abszisse: Zeit in Stunden vor, während und nach der Anthese, in Tagen vor (V_1, V_2), während (A) und nach der Anthese (P_1, P_2).

Deshalb wurde in einer zweiten Serie jeweils nur die Appendixspitze berücksichtigt, wobei die beiden genannten Einwände umgangen wurden. Dafür fällt ins Gewicht, daß die Spitzenabschnitte jeweils von verschiedenen Individuen abstammen. Die Ergebnisse dieser Serie sind in der Abb. 2 eingetragen.

Auch hier ergibt sich keine Übereinstimmung der Kurve der CO_2-Abgabe mit der VC- und AS-Kurve. Zur Zeit des Maximums der CO_2-Abgabe ist der VC-Gehalt geringer als 1 und 2 Tage vor der Anthese. Mit dem Abfall der Atmungsintensität nach dem Maximum sinkt der VC-Gehalt noch mehr ab.

Weber definiert die Begriffe Prä- und Postfloration zeitlich nicht näher, insbesondere bleibt offen, ob die präflorale AS-Bestimmung einen

oder mehrere Tage vor der Anthese erfolgte. Daher lassen sich seine Ergebnisse nicht mit meinen vergleichen. Entgegen seiner Schlußfolgerung aber erhellt aus meinen Versuchen, daß im Beispiel des *Sauromatum*-Kolbens trotz einer gewaltigen Atmungssteigerung keine Erhöhung des VC-Gehaltes eintritt, obwohl dank des anfänglich reichen Stärkegehaltes des Kolbens die Bildung geeigneter Vorstufen für die VC-Synthese angenommen werden könnte. Ob der VC-Gehalt des Appendix autochthon oder allochthon zustande gekommen ist, läßt sich nicht entscheiden. Wäre das VC im Kolben im Zusammenhang mit den Atmungsvorgängen, die die starke Erwärmung bedingen, gebildet worden, so müßte am Tage der Anthese ebenfalls ein plötzlicher Anstieg des VC-Gehaltes erwartet werden. Dieser erfolgt nicht. Vielleicht aber läßt sich dieser von der bisher vorgetragenen Auffassung abweichende Fall durch eine andere Beobachtung erklären.

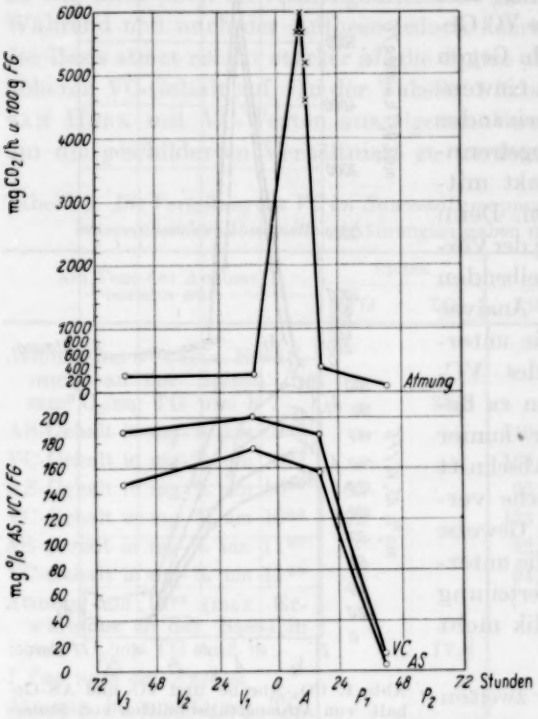


Abb. 2. CO_2-Abgabe und VC- und AS-Gehalt von Appendixspitzen von *Sauromatum guttatum*, die von verschiedenen Individuen abstammen und zu verschiedenen Zeitpunkten analysiert wurden. (Zeitangaben wie in Abb. 1.)

In ihren Versuchen an *Sauromatum* hatten VAN HERK u. BADENHUIZEN (1934) entgegen der Erfahrung an anderen Objekten eine geringere Empfindlichkeit des Atmungsgeschehens gegenüber Cyanid als Inhibitor beobachtet. JAMES u. BEEVERS (1950), die die Atmung von *Araceen*-Kolben eingehend untersucht haben, stellten sogar ein fast völliges Fehlen einer Hemmung bei Cyanideinwirkung fest. Nach ihren Ergebnissen spielt das Cytochromsystem in der Atmung des Appendix keine oder nur eine sehr geringe Rolle. Damit stimmen auch die Untersuchungen von VAN HERK (1937a—c) speziell an *Sauromatum* überein. Andererseits finden sich größere Mengen von Flavinen im Appendix. JAMES u. BEEVERS konnten ein Flavoprotein aus dem Spadixgewebe

von *Arum* extrahieren, das sie für die entscheidende Terminaloxydase halten, durch die die cyanidunempfindliche Atmung zustande kommt.

M. Gibbs (1954) beschreibt in einer Arbeit einen Atmungstyp in Erbsenblättern, der ebenfalls unempfindlich gegen Cyanid ist und an Flavine geknüpft zu sein scheint. Gibbs deutet diesen von der klassischen Hefe- und Muskelatmung abweichenden Chemismus, der auch schon bei Hefe, tierischen Geweben, Mikroorganismen und Geweben höherer Pflanzen beobachtet worden ist, als einen alternativen Atmungsweg, der als „Hexosemonophosphat-Seitenweg" bezeichnet wird. Hierbei sollen Hexosemonophosphate abweichend vom glykolytischen Weg veratmet werden. Denn dieser Vorgang wird weder durch Jodacetamid noch durch Fluorid oder Azid gehemmt. In Erbsenblättern beträgt dieser biochemische Atmungstyp etwa die Hälfte der Gesamtatmung. Da nun James u. Beevers am *Arum*spadix wie Gibbs an Erbsenblättern eine nur teilweise Hemmung der Oxydation von Fructose-1,6-Diphosphat durch zellfreie Extrakte in Gegenwart von Jodacetamid und das Ausbleiben einer Hemmung bei Anwendung von Cyanid festgestellt haben, wäre es denkbar, daß auch bei *Araceen*kolben (bzw. Appendices) die Atmung zumindest teilweise nach dem „Hexosemonophosphat-Shunt" verläuft. Wenn nun bei diesem Abbauvorgang keine für die VC-Synthese geeigneten Intermediärprodukte entstehen sollten, was allerdings bis zu einer näheren Klärung des biochemischen Geschehens dieses Atmungstypes abzuwarten ist, so wäre natürlich selbst bei einer erheblichen Steigerung der Atmungsintensität wie im Falle der *Araceen*appendices keine Erhöhung des VC-Gehaltes zu erwarten.

Nach den Untersuchungen von Bharani u. Mitarb. (1953b) und von Mapson u. Mitarb. (1954) wird bei Einwirkung von Cyanid sowohl die Atmung als auch die VC-Synthese ihrer Objekte (Keimlinge von Bohnen und Kresse) gehemmt. Offenbar ist also in diesen Fällen die VC-Synthese an einen cyanidempfindlichen Atmungsmechanismus geknüpft. Bei den *Araceen* dagegen könnte man vermuten, daß dank eines anderen, die Cytochrom-Atmung überwiegenden Atmungsmechanismus, der nach James u. Beevers nur auf den Kolben der Infloreszenz beschränkt ist, die beachtliche Erhöhung der Atmungsintensität während der Anthese keine entsprechende Parallele in der VC-Bildung findet, die Weber zwar annimmt, die in meinen Versuchsergebnissen indessen nicht zu entdecken ist.

So spekulativ die zuletzt genannte Deutung auch sein mag, es erhellt aus den Versuchen mit dem *Sauromatum*-Appendix, daß nicht jede Steigerung der Atmungsintensität auch mit einer Erhöhung des VC-Gehaltes, in diesem Falle wohl aus inneren Bedingungen heraus, einhergehen muß.

2. Äußere Faktoren.

Die Erfahrung lehrt, daß auch äußere Faktoren bei der VC-Synthese eine wichtige Rolle spielen. Deshalb sollen im folgenden diese einer näheren Betrachtung unterzogen werden. Soweit es sich bisher übersehen läßt, vermögen Licht, der Partialdruck von Kohlendioxyd und Sauerstoff als Bestandteile der Luft und besonders die Temperatur einen gewichtigen Einfluß auf die Intensität der VC-Bildung auszuüben.

a) Die Wirkung des Lichtes. Daß das Licht die Photosynthese und damit die Produktion von Vorstufen für die VC-Bildung überhaupt erst ermöglicht, bedarf keiner näheren Erörterung. Aber auch das Fehlen von Licht kann bedeutsam sein, da nämlich der Stärkeabbau im Dunklen begünstigt werden soll. So darf es nicht wundernehmen, wenn über die Wirkung des Lichtes gegensätzliche Beobachtungen mitgeteilt worden sind. SREENIVASAN u. WANDREKAR (1950a u. b) berichten, daß keimende Leguminosen im Dunklen mehr VC bilden als im Licht. Auch SUGAWARA (1939a) findet bei einigen Leguminosenkeimlingen im Gegensatz zu vielen anderen Keimlingen, daß der Lichtentzug den VC-Gehalt nicht vermindert, sondern ihn sogar etwas steigern kann. MAPSON u. Mitarb. (1949) wissen das gleiche von Kressekeimlingen zu melden. Andererseits erhöht sich der VC-Gehalt bei vielen Keimlingen bei Belichtung im Gegensatz zur Dunkelkontrolle (SUGAWARA 1939a), und wird der VC-Gehalt der Avenakoleoptilen (CLARK 1937) und von Rübenblättern (SOHMERS u. Mitarb. 1948) durch Lichteinwirkung gesteigert. Diese Angaben erklären sich leicht, da in den ersteren Beispielen Stärke glykolysiert werden muß, in den letzteren Fällen aber Glucose oder andere Hexosen sehr wahrscheinlich durch Photosynthese entstehen.

Ein anderes Gewicht bekommt der Faktor Licht, wenn es sich um Wirkungen auf chlorophyllfreie Organe handelt, bei denen eine Verwertung des Lichtes über photosynthetische Vorgänge unmöglich ist. MOLDTMANN (1939/40) beobachtete an Blütenblättern von *Cyclamen persicum*, die mit Kunstlicht bestrahlt wurden, einen höheren AS-Gehalt gegenüber den nichtbestrahlten Kontrollen. WEBER (1940) hemmte durch tiefe Temperaturen Keimlinge mehrerer Arten am Ergrünen und ermittelte an ihnen, wenn sie belichtet wurden, durchgehend höhere AS-Gehalte als bei normal ergrünten Keimlingen. Die AS-Gehalte solcher kalt und unter Licht gehaltenen Keimlinge waren aber auch höher als die von kalt und dunkel gehaltenen, so daß eine Temperaturwirkung allein nicht vorzuliegen scheint. Die Angaben beider Autoren werden leider dadurch gemindert, daß sie die Gesamt-VC-Werte nicht bestimmt haben. Eine fördernde Wirkung des Lichtes hat auch WINTER (1952) bei Gewebeschnitten gefunden, doch waren seine Ergebnisse mit

Spargel nicht eindeutig. Eigene Versuche mit Spargel konnten jedoch auch keine Gewißheit bringen.

Die bisherigen Ergebnisse der genannten Autoren lassen eine klare Antwort auf die Frage nach der Wirkung des Lichtes auf die VC-Synthese bei chlorophyllfreien Geweben — und nur diese können zu solchen Untersuchungen dienen — noch offen. Ungeklärt bleibt auch noch, wie eine solche direkte Wirkung, die also nicht über photosynthetische Vorgänge führt, zustande kommt. Weber (1940) will das Carotin wohl als ein lichtpercipierendes Pigment und gleichsam als Sensibilisator für die fördernde Wirkung verantwortlich machen, ohne indessen näheres Beweismaterial zu erbringen, und verweist auf die schon mehrfach beobachtete Beziehung zwischen Carotin- und AS-Gehalt (s. oben). Wenn es so wäre, müßte, qualitativ gesehen, in erster Linie blaues Licht wirksam sein. Angaben von Sugawara (1939a u. b), der den Einfluß des Lichtes auf die VC-Bildung quantitativ und qualitativ prüfte, beziehen sich allerdings im wesentlichen auf grüne Pflanzen. Daß bei grünen Pflanzen steigende Lichtintensität einen etwa proportional zunehmenden VC-Gehalt zur Folge hat, läßt sich nach dem bisher Gesagten als eine sekundäre Wirkung über photosynthetische Vorgänge verstehen. Ebenso scheint damit zu harmonieren, daß rotes Licht $\geq$ orangerotes $>$ grünes $>$ blaues Licht, weißes Licht aber in jedem Falle stärker als die einzelnen Spektralgebiete (Energiegleichheit vorausgesetzt) die VC-Bildung fördern. Sugawaras Untersuchungen an albinotischen Keimlingen ergaben jedoch keine Förderung des VC-Gehaltes bei Belichtung gegenüber Dunkelkontrollen. Für chlorophyllfreie Organe entbehren wir daher vorläufig Angaben über die Wirkung spezifischer Spektralgebiete. Doch geht aus den Daten hervor, daß blaues Licht bei grünen Pflanzen zumindest eine geringere Wirkung als rotes Licht entfaltet.

Zusammenfassend können wir sagen, daß eine direkte fördernde Einflußnahme des Lichtes als physiologischen Faktors auf die VC-Synthese noch eingehend geprüft werden muß. Soviel läßt sich jedoch feststellen, daß sie nur einen akzessorischen Charakter besitzt, da die VC-Bildung grundsätzlich auch im Dunklen erfolgen kann.

Eine indirekte Wirkung über den Mechanismus der Photosynthese durch Bildung von Assimilaten, die wieder einer erhöhten VC-Synthese zu dienen vermögen, darf als gesichert gelten. Damit erklären sich auch die mehrfach berichteten Beobachtungen, daß Sonnenblätter und die Sonnenseiten von Früchten größere VC-Gehalte als Schattenblätter bzw. die sonnenabgewendeten Seiten von Früchten aufweisen (Bukatsch 1943, Seybold u. Mehner 1948), und daß manche Blätter tagesrhythmisch den VC-Gehalt um die Mittagszeit steigern, in der Nacht vermindern (Kuhn u. Schäfer 1939, Moldtmann 1939/40, Hagen 1953),

sofern nicht die von SEYBOLD u. MEHNER (1948) erhobenen Bedenken hinsichtlich der tagesperiodischen Schwankungen und der zuweilen nicht einwandfreien Bestimmungsmethodik die Richtigkeit der Angaben mancher Autoren bezweifeln lassen.

b) Kohlendioxyd- und Sauerstoffkonzentration als Faktoren. Die beiden angeführten Komponenten der Luft können einzeln und gemeinsam die VC-Bildung fördern. Das Kohlendioxyd vermag wie das Licht nur indirekt über den Photosynthesevorgang bei grünen Geweben zu wirken. Dies bestätigen die Untersuchungen von SOHMERS u. Mitarb. (1948). Sie beobachteten bei belichteten Rübenblättern in CO_2-freier Atmosphäre einen VC-Verlust, in einer 5%igen CO_2-Atmosphäre aber eine Erhöhung des VC-Gehaltes um fast 100% gegenüber der Kontrolle. MOLDTMANN (1939/40) konnte ein Optimum der AS-Zunahme unter den von ihm bezeichneten Bedingungen zwischen 0,1 und 0,25 Vol.-% CO_2-Anteil der Luft bei Versuchen mit *Ficus scandens* feststellen. Eine weitere Erhöhung des CO_2-Gehaltes auf 0,4 Vol.-% führte in seinen Versuchen dagegen zu einer relativen Verminderung der AS-Zunahme, während eine CO_2-freie Atmosphäre in einer relativen Abnahme des AS-Gehaltes resultierte. Daß die akzessorische Bedeutung des Faktors CO_2 in der Begünstigung der Bildung von Assimilaten liegt, geht auch aus den schon erwähnten Versuchen von K. u. M. WEISSENBÖCK (1940) hervor (S. 178).

Der Sauerstoff greift unmittelbar in den VC-Bildungsvorgang ein, da er letztlich das entscheidende oxydierende Agens im Atmungsgeschehen darstellt. Auf die Notwendigkeit dieses Gases für die VC-Synthese war schon im ersten Teil der Arbeit hingewiesen worden. Da aber nicht nur die zur Synthese des VC führenden chemischen Reaktionen, sondern auch die VC-abbauenden Vorgänge Oxydationen darstellen, kann der Sauerstoffanteil des umgebenden Gasgemisches auch eine Verminderung des VC-Gehaltes bewirken. Allerdings greift in diesem Falle auch die Temperatur als Faktor mit ein. Nach BARKER u. MAPSON (1952) fördert nämlich Luft mit dem normalen Gehalt von 20 Vol.-% O_2 bei —0,6° C die VC-Bildung über 2 Monate bei gelagerten unreifen Kartoffeln, bei +10° C aber nimmt der Gehalt erheblich ab. Bringt man die Kartoffeln in eine reine Stickstoffatmosphäre, so verändert sich der VC-Gehalt gelagerter Kartoffeln nicht. In reinem Sauerstoff dagegen sinkt der VC-Gehalt zunehmend ab. In diesen Beispielen werden aber nicht nur der Synthesevorgang, sondern auch der VC-abbauende Mechanismus betroffen, worauf wir gleich zu sprechen kommen.

c) Die Wirkung der Temperatur. Der Faktor Temperatur spielt in allen physiologischen Abläufen eine Rolle. Nach der VAN'T HOFFschen Regel erhöht sich die Intensität vieler biologischer Vorgänge mit steigen-

der Temperatur innerhalb bestimmter, eben physiologischer Grenzen in linearer Funktion. Wie steht es nun in dieser Hinsicht mit der Biosynthese des VC? Die Beziehung dieses Bildungsvorganges zur Atmung ließe theoretisch eine Erhöhung des VC-Gehaltes mit steigender Temperatur erwarten. Auch die indirekte Beziehung zur Photosynthese mit daraus folgender Bereitstellung verwertbarer Vorstufen der AS müßte sich durch Steigerung der Assimilationsintensität und des VC-Gehaltes als Folge erhöhter Temperatur erweisen.

Zu letzterem liefern Sohmers u. Mitarb. (1948) eine Angabe. Mit steigender Temperatur erhöhte sich in Rübenblättern bei Lichtzutritt der VC-Gehalt. Damit wird der fördernde Einfluß der Temperatur über photosynthetische Bildung von Glucose oder anderen verwertbaren Vorstufen auf die VC-Bildung bestätigt. Zugleich beobachteten sie aber, daß verdunkelte Blätter bei steigenden Temperaturen ihren VC-Gehalt vermindern. Die Atmung ist in diesem Falle nicht gemessen worden, aber aus allgemeinen Erfahrungen heraus ist eine Erhöhung der Atmungsintensität mit steigenden Temperaturen innerhalb physiologischer Grenzen anzunehmen. Die Photosynthese ist zwar infolge der Verdunklung gehemmt worden. Dann müßte aber der VC-Gehalt mehr oder weniger konstant bleiben aus Mangel an verwertbaren Vorstufen. Wenn daher entgegen der beobachteten Beziehung der VC-Bildung zur Atmung sogar eine Verringerung des VC-Gehaltes resultiert, so brauchen wir dieses Ergebnis nicht als Gegenbeweis zu werten. Denn wie oben schon einmal erwähnt wurde, ist der jeweilige VC-Gehalt eines Organs als die Differenz eines aufbauenden und eines abbauenden Vorganges anzusehen. Die Temperaturabhängigkeit beider Abläufe muß jedoch nicht die gleiche sein. Vielmehr sprechen zahlreiche Ergebnisse der Literatur dafür, daß die Geschwindigkeiten der beiden Teilvorgänge je nach der Temperatur verschieden sind.

Gelagerte Früchte weisen bei Zimmertemperatur im allgemeinen schon nach wenigen Tagen hohe Verluste an VC auf. Die Literatur darüber ist sehr groß. Bei Temperaturen um $+1^{0}$ C aber sind die VC-Verluste sehr gering oder treten überhaupt nicht auf. Dabei muß man sich mit Paech (1939) eben von dem Gedanken freimachen, „daß die AS ähnlich dem Gesamt-Kohlenhydratgehalt während der Aufbewahrung abgetrennter Pflanzenteile im Dunklen nur einem Abbau" oder einem Verbrauch unterläge. Nach unserer Auffassung der AS-Bildung als einer mit der Atmung verknüpften Vorgangs kann auch bei einer Temperatur von $+1^{0}$ C AS neu entstehen, da ja auch der Atmungsprozeß noch, wenn auch verlangsamt abläuft. Sollte nun die Geschwindigkeit des VC-abbauenden Vorganges bei dieser Temperatur geringer sein als die Synthese, so muß sogar ein erhöhter VC-Gehalt resultieren.

Die Richtigkeit dieser Überlegung wird durch Ergebnisse von BARKER u. MAPSON (1950) bewiesen, denen zufolge kühl gelagerte Kartoffeln wenigstens im 1. Monat nach der Ernte eine Zunahme des VC-Gehaltes zeigten, die um so größer war, je tiefere Temperaturen (tiefer als $+10^0$ bis zu $-0{,}8^0$ C) angewandt wurden, und die bis zu 15 mg-% betrug. Bei Keimlingen von Bohnen konnte eine kurzfristige Kühllagerung bei $+5^0$ C vor der Keimung im Licht eine gegenüber der Kontrolle stark erhöhte VC-Bildung beobachtet werden (SREENIVASAN u. WANDREKAR 1950). Fördernd wirkt sich in diesen stärkehaltigen Organen die Tatsache aus, daß zwischen 0 und $+10^0$ C die Stärke rasch hydrolysiert wird und der Rohrzuckergehalt ansteigt, während oberhalb 10^0 C der Stärkegehalt von Kartoffelknollen z. B. während 14tägiger Lagerung nahezu unverändert bleibt (EBERHARDT 1954).

Umgekehrt stellten LONA und GIOVANOLA (1952) fest, daß bei Blättern von *Nicotiana tabacum*, *Solanum tuberosum* und anderen die Erhöhung der Nachttemperaturen (zwischen 12 und 28^0 C) den AS-Gehalt vermindert. NEUBAUER (1939) gibt an, daß Eibennadeln im Winter mehr AS enthalten als im Sommer (Mai). Auch MEDAWARA (1950) führt Beispiele dieser Art an. Das alles spricht dafür, daß erhöhte Temperaturen die Geschwindigkeit der VC-abbauenden Vorgänge steigern, zumindest mehr als die Geschwindigkeit der aufbauenden Vorgänge. Eigene Versuche an *Sambucus nigra* lassen sich nur in diesem Sinne deuten, da bis auf die Temperatur alle Bedingungen gleichgehalten wurden (Tabelle 2).

Tabelle 2. *Die Abhängigkeit des AS- bzw. VC-Gehaltes von der Temperatur bei Blättern von Sambucus nigra im Dunkeln.*

Datum	Atmung in mg-% CO_2/h[1] bei den Temperaturen				AS	VC	AS	VC	AS	VC	AS	VC	Versuchsdauer
					Werte in mg-% FG[1] bei den Temperaturen								
	30°	25°	16,4°	15,4°	30°		25°		16,4°		15,4°		Std
13. 8.	43,7	27,6	14,6	12,2	143	196	147	198	183	242	191	261	24
					150	210	—	—	171	234	191	296	24
		durchschnittlich			147	203			177	238	191	278	
14. 8.	40,6	28,9	10,3	9,1	139	203	135	198	128	197	130	198	24
					130	189	124	202	123	192	131	208	24
		durchschnittlich			134	196	129	200	125	194	130	205	
20. 8.	57,2	47,2	6,3	9,3	164	220	175	235	138	186	199	264	24
					164	228	167	238	136	185	189	253	27
					164	212	171	232	142	186	188	250	30
		durchschnittlich			164	220	171	235	139	186	192	256	

[1] mg-% heißt mg pro 100 g Blattmasse FG.

Gleichweit entwickelte Astspitzen aus benachbarten Regionen des gleichen Strauches mit etwa 4—6 Blättern wurden abgeschnitten und in Leitungswasser gestellt. Ein Teil davon kam in dunkle Thermostaten bei 30° und 25° C, ein anderer Teil wurde in dunklen, temperaturkonstanten Kellerräumen bei 16,4 und 15,4° C aufbewahrt. Die Dauer der Temperatureinwirkung betrug 24—30 Std.

Der durchschnittliche AS-bzw. VC-Gehalt von Blättern des gleichen Strauches ohne die Temperaturbehandlung während des gleichen Zeitraumes, wobei die Blätter vom Strauch weg zur Analyse kamen und die Temperaturen der Luft zwischen 16 und 23° C schwankten, betrug für AS 154 mg-% (mit 112 mg-% minimal und 181 mg-% maximal) bzw. für VC 213 mg-% (173 mg-% min. und 239 mg-% max.).

Aus der Tabelle 2 geht hervor, daß sich bei Hemmung der Photosynthese trotz absinkender Atmung der VC-Wert mit fallender Temperatur erhöht. Die Werte für 16,4° C am 20. 8. weichen erheblich ab, doch offenbart die geringe Atmungsintensität von nur 6,3 mg-% CO_2/h (gegenüber 10—14 mg-% CO_2/h), daß eine andere Störung vorgelegen haben muß. Auch sonst stimmen die Werte der einzelnen Versuchsgruppen der Tabelle 2 nicht einheitlich überein, obwohl die Gleichheit des Analysenmaterials auch dadurch angestrebt wurde, daß zu jeder Analyse von allen zum Versuch verwendeten Fiederblättern jeweils ein oder zwei Fiedern benutzt wurden. Doch bleibt dem Experimentator bei solchem der Natur entnommenen Material natürlich die Vorgeschichte der Äste und Blätter verborgen, und nur eine große Zahl von Analysen kann ein einheitliches Ergebnis bringen. Es kann aus diesem Versuch jedoch entnommen werden, daß eine Temperaturwirkung im Sinne unserer Darstellung vorliegt.

V. Schluß.

Aus der bisherigen Besprechung erhellt, daß der jeweilige VC- oder AS-Wert das Ergebnis einer Vielzahl sich überschneidender Vorgänge mit ihrer Abhängigkeit von inneren und äußeren Faktoren darstellt. Die Synthese wird von bestimmten Atmungsvorgängen bedingt. Sie erhöht sich bei Steigerung der Stoffwechselintensität etwa infolge einer Verletzung oder anderer Aktivierung und bei verstärkter Photosynthese infolge Einwirkung größerer Lichtintensität oder erhöhten CO_2-Partialdruckes über die Bereitstellung von Glucose oder anderen geeigneten Vorstufen für die VC-Synthese. Sie vermindert sich bei mangelndem Nachschub an solchen Vorstufen. Vielleicht ist überhaupt ein gewisser Schwellenwert an Vorstufen nötig, damit die VC-Bildung als oxydativer Seitenweg des Stoffwechsels anlaufen kann.

Der Abbau des VC über die oxydierte Stufe der AS, also der DAS, hinaus ist ein zur Synthese parallel laufender Vorgang und verhindert das konstante Ansteigen des AS- bzw. VC-Gehaltes. Er vermindert sich

in seiner Intensität sehr wahrscheinlich mit sinkender Temperatur und erhöht sich mit steigender Temperatur. Durch Sauerstoffmangel wird er verlangsamt oder völlig gebremst.

Der VC-Gehalt ist daher die Resultante entgegengesetzter Vorgänge, nämlich Synthese und Abbau, in ihrer Abhängigkeit von den genannten Faktoren. Neben diesen können sich aber auch weitere Einflüsse auf den VC-Gehalt auswirken. Hier sei auf die Beobachtung von PAECH (1939) hingewiesen, daß Johannisbeeren, abgesehen von einem temperaturunabhängigen Verlust von 20% AS kurz nach dem Pflücken, dann bei Lagerung in 10° C im Gegensatz zu anderen Früchten einen nahezu konstanten VC-Gehalt über 15 Tage bewahrten. Natürlich könnten in diesem Falle infolge der Temperaturwirkung die Geschwindigkeiten des Synthesevorganges und des Abbaugeschehens gerade gleich groß sein. Es mag aber auch sein, daß Inhaltsstoffe der Zellen wie Säuren oder reduzierende Stoffe wie Cystein und Glutathion die Oxydation des AS verhüten. Man verwendet solche Stoffe ja auch bei der Analyse zur Stabilisierung der AS. Nähere Angaben über diese Wirkung in vivo stehen noch aus.

Auch über das Verhältnis der Reduktasen und Oxydasen und seine Bedeutung für den VC-Gehalt in vivo ist nur wenig bekannt. SOHONIE u. GUTTIKAR (1953) berichten über eine Substanz „Neera" (wohl ein Palmensaft) aus der Dattelpalme *Phoenix silvestris*, die selbst bei + 37°C gelagert, über 15 Tage einen konstanten VC-Gehalt besitzt. Die Ursache der Stabilität wird in einer Reduktase in Zusammenwirkung mit Sulfhydrilverbindungen angenommen. Für die Stabilität der AS im Zitronensaft macht SOMOGYI (1945) eine Substanz „B" verantwortlich, die möglicherweise eine Reduktase ist. Eine Übersicht über die Bedeutung der Oxydasen und Reduktasen für das VC hauptsächlich in vitro und die mögliche Funktion des VC im Stoffwechsel gab kürzlich MAPSON (1953). Damit im Zusammenhang steht aber auch die Frage nach der Bedeutung des p_H-Wertes für die Stabilität des VC in vivo, die meines Wissens bisher nicht angeschnitten worden ist.

Dank der Vielzahl der mitwirkenden Faktoren wird es schwer sein, in jedem Analysenfalle die Bedingungen zu definieren, die die Ursache des jeweiligen VC-Gehaltes sind. Und doch ist dies für den Vergleich von Ergebnissen desselben Objektes, die örtlich und zeitlich verschieden gewonnen werden, letztlich erforderlich, wenn auch noch eine genetische Komponente mitwirken mag, die zumindest den Mittelwert und den Rahmen der Variationsbreite festlegt. Die Variationsbreite kann für niedere Einheiten des Systems etwa einheitlich, für höhere unterschiedlich sein, worauf SEYBOLD u. MEHNER (1948) hinweisen.

In der Tabelle 3 werden einige VC-Bestimmungen an Blättern von *Sambucus nigra* aufgeführt, die alle vom gleichen Strauch und aus der

Tabelle 3. *Der VC-Gehalt der Blätter von Sambucus nigra aus der gleichen Region des gleichen Strauches zu verschiedenen Tageszeiten bei unterschiedlicher vorausgegangener Temperatur und variablen Witterungsbedingungen.*

Nr.	Datum	Tageszeit	Temperatur °C	Glucosezusatz %	Trockengewicht %	Atmung pro 100 g mg CO_2/h	Atmung pro 100 Blätter mg CO_2/h	AS pro 100 g FG mg-%	VC pro 100 g FG mg-%	DAS pro 100 g FG mg-%	AS pro 100 Blätter mg	VC pro 100 Blätter mg	Bemerkungen
1	28. 7.	16^{00}	20,5	—	25,4	17,1	4,9	166	233	67	43,1	61,2	trübes Wetter
2	28. 7.	17^{00}	20,5	—	25,4	—	—	163	210	47	44,7	57,5	trübes Wetter
3	29. 7.	9^{00}	19,0	—	22,2	31,8	7,8	181	240	59	40,6	67,9	trübes Wetter
4	30. 7.	15^{00}	18,0	—	23,9	38,2	11,8	177	233	56	50,3	66,1	Regen
5	30. 7.	16^{30}	17,5	—	—	—	—	176	225	49	50,0	63,9	Regen
6	31. 7.	9^{30}	31,0	—	20,6	52,1	15,2	140	201	61	38,7	55,3	Thermostat dunkel
7	31. 7.	14^{30}	17,5	—	23,0	52,4	16,3	158	224	66	44,6	63,2	Regen
8	1. 8.	10^{00}	30,0	—	21,3	67,6	21,5	152	205	53	43,4	58,4	Thermostat dunkel
9	3. 8.	10^{00}	30,0	1	—	80,2	24,2	148	194	46	39,4	51,6	Thermostat dunkel
10	3. 8.	15^{00}	30,0	3	23,2	76,7	19,9	160	209	49	45,8	59,6	Thermostat dunkel
11	3. 8.	18^{00}	20,0	—	—	32,7	9,1	173	229	56	47,7	63,0	heiter, sonnig
12	4. 8.	9^{30}	30,0	1	20,4	73,1	18,5	170	212	42	48,1	60,0	Thermostat dunkel
13	7. 8.	9^{30}	16,5	—	25,0	19,5	5,7	112	174	62	34,5	47,7	bedeckt, rauh
14	7. 8.	15^{00}	19,0	—	26,2	20,9	6,1	118	178	60	33,7	50,8	bedeckt
15	10. 8.	14^{30}	26,5	—	23,5	32,6	9,0	124	183	59	35,3	51,9	wolkenlos
16	10. 8.	9^{15}	23,0	—	23,2	35,4	10,4	144	215	71	41,0	61,5	wolkenlos

gleichen Region des Strauches stammen, zusammen mit Angaben über Atmung, Lufttemperatur, Witterung und Trockengewicht zum Zeitpunkt des Pflückens.

Das bunte Durcheinander der Werte für ein und dasselbe Objekt an verschiedenen Tagen und zu verschiedenen Tageszeiten läßt scheinbar jede Gesetzmäßigkeit vermissen. Im Falle Nr. 1—5 mag etwa die niedere Temperatur den hohen VC-Gehalt verursacht haben, im Fall Nr. 11 vielleicht lebhafte Photosynthese die VC-Vorstufen angereichert haben. Bei Nr. 13 und 14 beruht der geringe VC-Wert möglicherseise auf einer schwachen Atmung einerseits, auf einem Mangel an Vorstufen infolge vorausgegangenen mehrtägigen, trüben und kalten Wetters andererseits. Doch sind solche Deutungen müßig, solange nicht alle Faktoren gleichzeitig ermittelt werden. *Wir erkennen, daß zu jeder VC-Bestimmung pflanzlicher Objekte aus der freien Natur im Grunde die Vorgeschichte der Entwicklung und des Klimas mit allen notwendigen Faktoren bekannt sein muß.* Mit dieser Darstellung soll nun freilich nicht der Wert der vielerlei VC-Bestimmungen, die uns in der Literatur begegnen, geschmälert werden. Einen absoluten VC-Wert für eine Pflanze oder ein Organ kann es nicht geben, doch haben die Angaben als Rahmenwerte ihre Berechtigung. Für praktische Belange, etwa für die Ernte VC-reichen Gemüses, muß jedoch die Wirkung der klimatischen Faktoren auf die VC-Synthese berücksichtigt werden. Aus ihnen heraus lassen sich auch Angaben über tagesperiodische Schwankungen des VC-Gehaltes (z. B. HAGEN 1953) oder über jahreszeitliche Abwandlungen (z. B. MOLDTMANN 1939/40, BUKATSCH 1943) verstehen, vorausgesetzt, daß die Vorgeschichte messend erfaßt wird und daß die Bestimmungen exakt ausgeführt werden. Für die Kritik gerade dieser periodischen Schwankungen in Abhängigkeit von äußeren Faktoren sei auf SEYBOLD u. MEHNER (1948) verwiesen. Inwieweit man gar solche Schwankungen mit endogenen Rhythmen in Verbindung bringen darf (HAGEN 1953), muß wohl noch einer vertieften Forschung überlassen werden.

Zusammenfassend kann gesagt werden: Die Biosynthese des VC muß nach den aufgeführten Ergebnissen als ein von gewissen Atmungsvorgängen abhängiger Prozeß angesehen werden, bei dem Hexosen, insbesondere Glucose, über noch näher zu untersuchende Zwischenverbindungen unter Sauerstoffverbrauch zu AS verwandelt werden. Das Ausmaß der Synthese einerseits ist von der Menge bereitgestellter Vorstufen abhängig, die bei einer Stoffwechselaktivierung über die Photosynthese oder über Glykolyse entstehen. Dabei ist nicht die Intensität der Gesamtatmung entscheidend, sondern die der zur AS-Bildung führenden Partialatmung, die man vielleicht als einen Seitenweg der Normalatmung ansehen darf und die möglicherweise von einem bestimmten Schwellenwert der Vorstufen abhängt.

Andererseits resultiert der VC-Gehalt eines Organs oder einer ganzen Pflanze aus dem Verhältnis der aufbauenden zu den abbauenden Vorgängen. Sie stehen in einem Gleichgewicht zueinander, das in seinen Grenzen artspezifisch genetisch festgelegt ist und durch äußere Faktoren wie Licht, Temperatur, CO_2- und O_2-Partialdruck und durch chemische Inhaltsstoffe der Zellen beeinflußt werden kann.

Zusammenfassung.

1. Die Biochemie der VC-Bildung wird an Hand der Literatur erörtert. Als Vorstufen dienen Hexosen, die nach der einen Auffassung über die Glykolyse zu 3-C-Fragmenten abgebaut und zum Teil über den Tricarbonsäurezyklus umgeformt werden, um schließlich zur 6-C-Kette der L-AS resynthetisiert zu werden. Die andere Auffassung besagt, daß die Hexosen unter Umwandlung der d-Struktur durch Inversion des Moleküls direkt in L-AS übergehen. Alle Versuche bestätigen, daß die VC-Synthese ein dissimilatorischer Vorgang ist.

2. Die Beziehung zwischen Photosynthese und VC-Bildung ist sekundärer Natur. Durch Bildung von Assimilaten können auch für die VC-Synthese geeignete Vorstufen entstehen, die eine Steigerung des VC-Gehaltes im Gefolge haben können. Die Ergebnisse an chlorophyllfreien Organen und Pflanzen beweisen jedoch, daß die VC-Synthese auch ohne Photosynthese erfolgen kann, wenn nur Verbindungen vorhanden sind, die als Vorstufen für die VC-Bildung zu dienen vermögen.

3. Nicht jede Atmungssteigerung muß eine Erhöhung des VC-Gehaltes bedingen. Am Beispiel des Appendix von *Sauromatum guttatum* wird gezeigt, daß trotz gewaltiger Erhöhung der Atmungsintensität keine Steigerung des VC-Gehaltes eintritt. Das Verhalten wird mit einem abweichenden Atmungsmechanismus als innerer Bedingung gedeutet.

4. VC wird im Organismus nicht nur synthetisiert, sondern auch abgebaut. Die gegenläufigen Vorgänge befinden sich in einem Gleichgewicht und werden von äußeren Einwirkungen unterschiedlich betroffen.

5. Die Wirkung des Lichtes auf die VC-Synthese ist verschieden je nach den biochemischen Vorgängen, die zur Bildung geeigneter Vorstufen der AS führen. Der Einfluß des Lichtes auf die VC-Synthese chlorophyllfreier Organe und Pflanzen ist noch nicht geklärt. Er besitzt jedoch in jedem Falle nur akzessorischen Charakter.

6. Auch Kohlendioxyd und Sauerstoff können je nach Konzentration die VC-Bildung hemmen oder fördern, sei es, daß sie die Bildung von Vorstufen über die Photosynthese oder daß sie die biochemischen Abläufe bei der VC-Bildung beeinflussen. Der Abbauvorgang wird durch Sauerstoffülle gesteigert, durch Mangel gebremst.

7. Die Temperatur wirkt sich entscheidend auf den VC-Gehalt aus. Die Geschwindigkeit der abbauenden Vorgänge wird offensichtlich durch tiefe Temperaturen stärker gehemmt als die der aufbauenden, wie an Beispielen erläutert wird.

8. Der VC-Gehalt ist daher als das Ergebnis einer Vielzahl von fördernden und hemmenden Einflüssen auf die aufbauenden und abbauenden Vorgänge zu betrachten. Eine Konstanz des VC-Gehaltes eines Organs oder einer Pflanze ist kaum zu erwarten. Seine Veränderungen können aber nur verstanden werden, wenn die gesamte Vorgeschichte der Entwicklung mit allen inneren und äußeren Faktoren bekannt ist.

Nachtrag bei der Korrektur. Während des Druckes erschien eine Arbeit von N. C. GANGULI, S. C. ROY und B. C. GURA [Nature (Lond.) **174**, 511 (1954)], in der über die Verfütterung markierten Brenztraubensäureamids an chloretonisierte Ratten berichtet wird. Danach fand sich eine Radioaktivität ausschließlich in AS- und DAS-Derivaten des Urins, nicht dagegen in den intermediären Stoffwechselprodukten der Glykolyse und des Tricarbonsäurecyclus im Lebergewebe. Verff. nehmen daher an, daß die Brenztraubensäure direkt in die Synthese der AS eingeht und daß der Tricarbonsäurecyclus jedenfalls nicht in die AS-Synthese einbezogen wird.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich herzlich für die Unterstützung, die mir die Ausführung der Versuche ermöglichte. Herrn Professor Dr. SEYBOLD, der mir in seinem Institut einen Arbeitsplatz und die Hilfsmittel für die Versuchsausführung überließ, bin ich zu besonderem Danke verpflichtet.

Literatur.

ÅBERG, B.: Physiol. Plantarum (Copenh.) **2**, 164 (1949). — BARKER, J., and L. W. MAPSON: New Phytologist **49**, 283 (1950); **51**, 90 (1952). — BERNAUER, K.: Handbuch der Enzymologie, Bd. II, S. 1062. Leipzig: Becker u. Erler 1940. — BHARANI, S. P., Y. S. SHAH and A. SREENIVASAN: Proc. Indian Acad. Sci., Sect. B (a) **37**, 33 (1953); (b) **37**, 54 (1953). — BHARANI, S. P., and A. SREENIVASAN: Current Sci. **21**, 161 (1952. — BUKATSCH, F.: Planta (Berl.) **30**, 118 (1939/40); **31**, 209 (1940/41); Vitamine u. Hormone **4**, 192 (1943). — CLARK, W. G.: Bot. Gaz. **99**, 116 (1937). — DISCHENDORFER, O.: Protoplasma (Wien) **28**, 516 (1937). — EBERHARDT, E.: Planta (Berl.) **43**, 253 (1954). — GALLI, K.: Ber. schweiz. bot. Ges. **56**, 113 (1946). — GANAPATHI, K.: Current Sci. **19**, 381 (1950). — GIBBS, M.: Plant Physiol. **29**, 34 (1954). — GIROUD, A.: L'acide ascorbique dans la cellule et les tissus. Protoplasma-Monographien 16. Berlin 1938. — GLICK, D.: Hoppe-Seylers Z. **245**, 211 (1937). — HAGEN, U.: Phyton **5**, 1 (1953). — HERK, A. W. H. VAN: (a) Rec. Trav. bot néerl. **34**, 69 (1937); (b) Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch. **40**, 607 (1937); (c) **40**, 709 (1937). — HERK, A. W. H. VAN, u. N. P. BADENHUIZEN: Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch. **37**, 99 (1934). — HOROWITZ, H. H., A. P. DOERSCHUK and C. G. KING: J. biol. Chem. **199**, 193 (1952). — HOROWITZ, H. H., and C. G. KING: (a) J. biol. Chem. **200**, 125 (1953); (b) **205**, 815 (1953). — HOUGH, L., and J. K. JONES: Nature (Lond.) **167**, 180 (1951). — ISHERWOOD, F. A., Y. T. CHEN and L. W. MAPSON: Nature (Lond.) **171**, 348 (1953); (a) Biochemic. J. **56**, 1 (1954); (b) **56**, 15 (1954). — JACKEL, S., S. MOSBACH, E. H. BURNS and C. G. KING: J. biol. Chem. **186**, 569 (1950). — JAMES, W. O., and H. BEEVERS: New Phytologist **49**, 353 (1950). — KING, C. G., H. B. BURCH, H. H. HOROWITZ and J. DOUGLAS: Science (Lancaster,

Pa.) **114**, 482 (1951). — KUHN, A., u. G. SCHÄFER: Madaus Jber. **3**, 52 (1939). — LANGENECKER, H. E., R. R. MUSULIN, R. H. TULLY and C. G. KING: J. biol. Chem. **129**, 445 (1939). — LONA, F., e E. P. GIOVANOLA: Nuovo Giorn. bot. ital. **58**, 462 (1952). — MAPSON, L. W.: Vitamins a. Hormons **11**, 1 (1953). — MAPSON, L. W., E. M. CRUICKSHANK and Y. T. CHEN: Biochemic. J. **45**, 171 (1949). — MAPSON, L.W., F. A. ISHERWOOD and Y. T. CHEN: Biochemic. J. **56**, 21 (1954). — MEDAWARA, M. R.: Phyton **2**, 193 (1950). — MOLDTMANN, H. G.: Planta (Berl.) **30**, 297 (1939/40). — NAGAI, S.: J. Inst. Polytechn. Osaka **1**, 33 (1950); **2**, 1 (1951). Zit. nach HÄRTEL, O.: Protoplasma (Wien) **41**, 346 (1952). — NAGAI, S., u. O. EIZI: J. Inst. Polytechn. Osaka, Ser. D, **3**, 37, 46 (1952). Zit. nach HÄRTEL, O.: Protoplasma (Wien) **42**, 491 (1953). — NATH, M. C., R. P. CHITALE and B. BELAVADY: Nature (Lond.) **170**, 545 (1952). — NEUBAUER, M.: Protoplasma (Wien) **33**, 345 (1939). — PAECH, K.: Forschungsdienst **7**, 391 (1939). — PEKAREK, J.: Protoplasma (Wien) **30**, 534 (1938). — POPOVSKAJA, E. M.: Biochimija **15**, 249 (1950). Zit. nach Ber. wiss. Biol. **71**, 293 (1951). — ROBERTS, E., and C. J. SPIEGL: J. biol. Chem. **171**, 9 (1947). — SEYBOLD, A.: Untersuchungen über den Farbwechsel von Blumenblättern, Früchten und Samenschalen. Sitzgsber. Heidelberg. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl. 2. Abh. Springer 1954. — SEYBOLD, A., u. H. MEHNER: Über den Gehalt von Vitamin C in Pflanzen. Sitzgsber. Heidelberg. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl. 10. Abh. Springer 1948. — SMITH, F. G.: Plant Physiol. **27**, 736 (1952). — SMYTE, C. V., and C. G. KING: J. biol. Chem. **142**, 529 (1942). — SOHMERS, G. F., W. C. KELLY and K. C. HAMNER: Arch. of Biochem. **18**, 59 (1948). — SOHONIE, K., and M. N. GUTTIKAR: Proc. Indian. Acad. Sci., Sekt. B **37**, 167 (1953). SOMOGYI, J. C.: Z. Vitaminforsch. **16**, 134 (1945). — SREENIVASAN, A., and S. D. WANDREKAR: (a) Nature (Lond.) **165**, 765 (1950); (b) Proc. Indian. Acad. Sci., Sekt. B **32** 143 (1950). — SUGAWARA, T.: Japanese J. of Bot. (a) **10**, 141; (b) **10**, 325) 1939). — SZTARECSKY, G. v.: Biochem. Z. **295**, 369 (1938). — WEBER, F.: Protoplasma (Wien) (a) **34**, 153; (b) **34**, 314 (1940); **39**, 113 (1950). — WEISSENBÖCK, K. u. M.: Protoplasma (Wien) **34**, 585 (1940). — WIEDOW, H. L., u. H. v. GUTTENBERG: Planta (Berl.) **41**, 589 (1953). — WINTER, E.: Planta (Berl.) **41**, 52 (1952).

Dr. WOLFGANG FRANKE, Bonn a. Rh.,
Institut für Landwirtschaftliche Botanik, Meckenheimer Allee 176.

Planta, Bd. 45, S. 198—207 (1955).

Aus dem Research Institute of Plant Physiology, London.

ÜBER EINIGE FRAGEN BETREFFEND DIE MESSUNG VON BLATTSTELLUNGEN.

Von

F. J. RICHARDS.

Mit 1 Textabbildung.

(Eingegangen am 4. Oktober 1954.)

Geeignete Methoden für die Messung der Blattstellungen am Sproßscheitel wurden vor einiger Zeit von dem Verfasser geschildert (RICHARDS 1951). Neu an diesen Methoden war die Betonung der Wichtigkeit für die dort erscheinenden Muster, welche den *radialen* Abständen der Organe beigemessen werden muß, denn bisher hatten die tangentialen Abstandsverhältnisse fast ausschließlich im Brennpunkt gestanden. Die Proportion der Abstände zweier aufeinanderfolgender Organe von der Scheitelachse dient als Maß für die radiale Distanzierung in ringförmigen Regionen des Scheitels: das „*Plastochronverhältnis*"[1]. Statt dessen kann man sich eines anderen vollständig gleichwertigen, aber vielfach zweckmäßigeren Parameters bedienen, nämlich des „*Phyllotaxis-Index*"; letzterer wurde festgestellt als $0{,}38—2{,}39 \log_{10} \log_{10} r$, wobei r das Plastochronverhältnis ist. Der Phyllotaxis-Index (oder das Plastochronverhältnis) und der Divergenzwinkel bestimmen genau die Stellung der Organe in transversaler Projektion für den Teil des Scheitels, wo der Index konstant bleibt.

Die Parastichenkurven auf der tatsächlichen Scheiteloberfläche lassen sich in gleicher Weise unter Benutzung eines dritten Maßes bestimmen, nämlich des halben „Scheitelwinkels", d. h. des halben Winkels des Kegels, welcher zu dem in Frage stehenden Teil der Scheiteloberfläche tangential ist. Aus dem Phyllotaxis-Index und diesem Winkel (Θ) läßt sich ein anderer Parameter errechnen, nämlich der „*Equivalent Phyllotaxis-Index*", der zusammen mit dem Divergenzwinkel die Parastichenkurven (d. h. die Größenordnung des Blattstellungsmusters) und damit die Stellung der Primordien auf der Scheiteloberfläche genau angibt: Equivalent Phyllotaxis-Index = Phyllotaxis-Index $+ 2{,}39 \log_{10} \sin \Theta$.

BARTHELMESS (1954) hat diese analytischen Methoden vor kurzem in einem Artikel besprochen und es ist der Zweck dieser Arbeit, zu zeigen,

[1] Von BARTHELMESS aus dem englischen „plastochrone ratio" nicht ganz wörtlich als „Plastochronrate" übersetzt.

daß in einigen wichtigen Punkten seine Behandlung unrichtig ist oder zu Irrtümern führen kann. Die mathematischen Gesichtspunkte mögen zunächst erörtert werden.

Für eine große Auswahl möglicher Blattstellungssysteme hat RICHARDS (1951, Abb. 6) die Beziehungen zwischen dem Phyllotaxis-Index und den Logarithmen der Summen der Parastichen, die sich in zwei Richtungen um den Scheitel winden, in einem Punktdiagramm anschaulich gemacht, mit der Einschränkung, daß der Parastichenschnittwinkel der gleiche bleibt (gezeichnet waren die Beziehungen für einen Schnittwinkel von 90°). In diesem Diagramm liegen alle Punkte nahe an einer einzelnen geraden Linie. BARTHELMESS behauptet, dieses Resultat beruhe auf einem Irrtum und wäre nur dadurch erreicht worden, daß die Phyllotaxis-Indices für Wirtelsysteme falsch errechnet worden seien, und er gibt dann ein angeblich richtiges Verhältnis an (BARTHELMESS 1954, Abb. 11). In dem von ihm geänderten Diagramm liegen die Punkte auf oder nahe an einer Serie paralleler Linien, wobei die eng an jeder dieser Linien gelegenen Punkte solche Blattstellungssysteme darstellen, in denen eine gewisse Anzahl von Blättern pro Wirtel vorhanden ist, nämlich eine Linie für zweiblättrige Wirtelsysteme (bijugate Systeme), eine andere Linie für dreiblättrige Wirtel (trijugate Systeme), wieder eine andere für einfache Systeme (unijugate Systeme) usw.

Er erklärte in einer Anmerkung (S. 403), daß in der theoretischen Ableitung des Phyllotaxis-Index für ein multijugates System aus dem zugehörigen „primären" unijugaten System (z. B. das 3:5-System ist „primär" zu den Systemen 6:10, 9:15 usw., und das 1:1 zu den Systemen 2:2, 3:3, usw.) der Logarithmus des Plastochronverhältnisses des primären Systems durch die Anzahl der Primordien im Wirtel zu dividieren sei. Hierin irrt sich BARTHELMESS. Denn RICHARDS (1951, S. 529—531) hat *in der theoretischen Ableitung* vollkommen schlüssig bewiesen, daß das *Quadrat* der Zahl der Organe im Wirtel der korrekte Divisor ist. Er hat aber auch erwähnt, daß in der *praktischen Ermittlung des Phyllotaxis-Index an einem tatsächlichen multijugaten Scheitel* der zugehörige Divisor die Zahl der Organe selbst ist und nicht ihr Quadrat. Die Aufmerksamkeit war speziell auf die Verschiedenheit der Zwecke dieser zwei Divisoren gelenkt worden, und gerade dies ist der Punkt, wo BARTHELMESS sich irrt, so daß seine Abb. 11 vollständig falsch ist.

Um die Angelegenheit ganz klar zu machen, soll eine weitere einfache Darstellung gegeben werden (vgl. RICHARDS 1951, S. 530, Anmerkung). Das mittlere Diagramm in Abb. 1 stellt eine idealisierte 4:6 bijugate Fibonacci-Konstruktion dar, in der ein „Primordiumzentrum" in jedem Parastichenschnittpunkt erscheint. Wenn die Hälfte dieser Parastichenkurven ausgelassen und nur jede zweite in jeder der beiden Richtungen belassen wird, kann man einfachere Diagramme bilden, welche dann 2:3

unijugate Fibonacci-Systeme darstellen. Dies kann in vierfacher Weise geschehen, woraus sich die vier äußeren Diagramme von Abb. 1 ergeben. Jedes von diesen hat daher die halbe Anzahl der Parastichen der bijugaten Konstruktion, aber nur ein Viertel der Parastichenschnitte, oder „Primordien". Das 4:6-System kann daher in *vier* 2:3-Fibonacci-

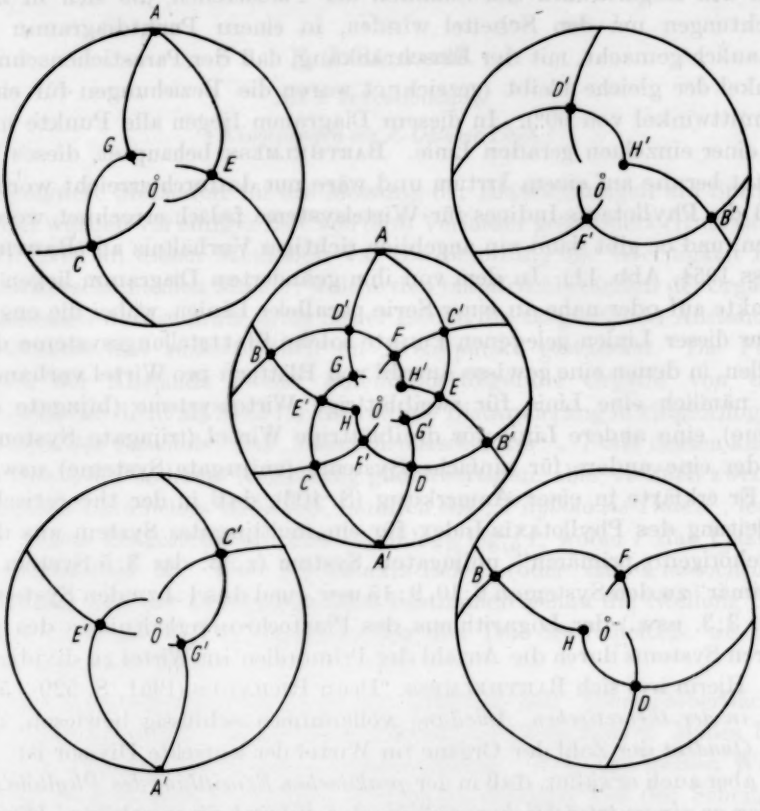


Abb. 1. Schematische Darstellung einer 4:6 bijugaten Konstruktion (im Zentrum) zusammen mit den vier 2:3-Fibonacci-Systemen, die davon abgeleitet werden können.

Systeme zerlegt werden, und diese haben genau den gleichen Parastichenschnittwinkel wie das ursprüngliche bijugate System.

Für die praktische Feststellung des Phyllotaxis-Index dieser bijugaten Konstruktion können die Abstände von aufeinanderfolgenden Primordienpaaren vom Zentrum benutzt werden, um ein „*experimentelles*" Plastochronverhältnis zu errechnen, nämlich $\frac{AO}{BO}$ oder $\frac{BO}{CO}$, usw. Zur Errechnung eines zum Vergleich mit einem unijugaten System geeigneten Parameters muß offensichtlich die Quadratwurzel dieser Proportion benutzt werden, denn hier entstehen zwei Blätter während jedes

„Plastochrons", was also zwei Plastochronen eines unijugaten Systems entspricht. Deshalb wird das *berichtigte* „Plastochron"-Verhältnis $\sqrt{\frac{AO}{BO}}$.

Betrachten wir als nächstes die äußeren Diagramme, m. a. W. das „primäre" System zum bijugaten System, denn der Schnittwinkel der Parastichen ist in beiden Systemen der gleiche. Zum Beispiel erscheint in der linken oberen Figur des Plastochronverhältnis als $\frac{AO}{CO}$, was das gleiche ist, wie $\left(\frac{AO}{BO}\right)^2$, nämlich der berichtigte bijugate Wert in *vierter* Potenz. Theoretisch kann man also den zu jedem beliebigen bijugaten System gehörigen Phyllotaxis-Index ermitteln, indem man den Logarithmus des Plastochronverhältnisses des entsprechenden unijugaten Systems mit gleichem Schnittwinkel vor Umwandlung in den Index durch vier dividiert.

In genau der gleichen Weise kann man ein trijugates System in *neun* unijugate Systeme mit gleichem Schnittwinkel zerlegen und ganz allgemein ein x-jugates System in x^2-primäre Systeme.

Dies ist wichtig, denn große Unregelmäßigkeiten würden sich zeigen, wenn man die Werte für Phyllotaxis-Indices wirteliger Systeme, die Barthelmess angibt, akzeptierte. Zum Beispiel ändert sich in einigen Pflanzen (Kakteen, Blütenköpfe von *Dipsacus* usw.) die Organstellung oft durch die plötzliche Einführung oder Auslassung einer einzelnen Parastichenreihe, was auch zu einer Änderung des Divergenzwinkels führt. Dadurch wird ein unijugates Spiralsystem oft direkt in ein multijugates System umgewandelt oder umgekehrt. Zur theoretischen Veranschaulichung stelle man sich vor, daß Parastichenreihen eine nach der anderen in ein ursprüngliches 4:4-System eingeführt werden; infolgedessen könnte derselbe Scheitel dann nacheinander die folgenden Systeme vorweisen: 4:4, 4:5, 5:5 und 5:6. Man kann sich weiter vorstellen, daß jede dieser Stellungen einen Parastichenschnittwinkel von 90^0 hätte. Es ist anzunehmen, daß dies auf einen allmählichen Anstieg der Scheitelgröße und in jedem Fall auf einen *progressiven* Wechsel in der Blattstellungsanordnung (Phyllotaxis) sowie in der Flächenproportion („area ratio") von Scheitel zu Primordium deuten würde. Die richtigen Phyllotaxis-Indices würden in der Tat diese Progression widerspiegeln, nämlich 2,9; 3,2; 3,4 und 3,65. Die von Barthelmess an deren Stelle gesetzten Werte würden dagegen heftigen Schwankungen unterliegen, d. i. 1,5; 3,2; 1,7 und 3,65. Die Indices für Wirtelsysteme, die Barthelmess angibt, werden also nicht nur durch mathematischen Beweis widerlegt, sondern sind auch wegen ihrer mangelnden Regelmäßigkeit zurückzuweisen.

Vielleicht beruhen weitere weniger wichtige mathematische Irrtümer in Barthelmess' Erörterung der graphischen Beziehungen zwischen

Phyllotaxis-Index und dem Logarithmus der Summen der Kontakt-Parastichen in den verschiedenen Systemen auf einem Mißverständnis von Richards' Ausführungen. Im Gegensatz zu Barthelmess' Angaben fallen die Punkte, die die verschiedenen Systeme mit gleichem Schnittwinkel darstellen, welche unter Benutzung des Fibonacci-Winkels als Divergenz von der Fibonacci-Reihe abgeleitet werden können (1, 1, 2, 3, 5, 8 ...), nicht genau auf eine Gerade, obwohl sie sich einer solchen annähern. Das gleiche gilt für die Gruppe der Systeme, welche von jeder der Nebenreihen („accessory series") abgeleitet werden können, z. B. 1, 3, 4, 7, 11, 18 ... usw. Wenn z. B. die Fibonacci-Punkte auf derselben geraden Linie lägen, so würde die Steigung zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Punkten (1:1 bis 1:2, 1:2 bis 2:3 usw.) gleichbleiben, nämlich 4,7850. Aber die ersten sechs von diesen, auf vier Dezimalstellen ausgerechnet, sind die folgenden: 4,8845; 4,8265; 4,7817; 4,7880; 4,7841; und 4,7854. Sogar zwischen den Systemen 1:1 und 1:2 ist die Abweichung in der Steigung nur etwas über 2%, und mit zunehmender Parastichenzahl erfolgt die Annäherung an den Grenzwert sehr schnell.

Weiterhin, wenn entsprechende Werte für Blattstellungssysteme, die auf einem anderen „idealen" Grenzwinkel als dem Fibonacci-Winkel beruhen, in demselben Diagramm gezeichnet werden, so liegen die Punkte um *dieselbe* gerade Linie herum wie Punkte der Fibonacci-Systeme. Zum Beispiel bringt die reihenspezifische Konstante (0,7542087) in der Gleichung für $\log r$ des „ersten Nebensystems" mit 90° Schnittwinkel („first accessory" system)

$$\left(\log_{10} r = 0{,}7542087 \times \sqrt{\frac{0{,}61803399^{2n-1}}{ab}}\right)$$

den *Ausgleich* dafür, daß für einen beliebigen Wert von n die Parastichenzahlen (a und b) sich von denen des entsprechenden Fibonacci-Systems unterscheiden. Das deutet aber nicht auf eine andere Linie hin, wie Barthelmess (1954, S. 404) meint. Im Gegensatz zu der Frage der richtigen Phyllotaxis-Indices für multijugate Systeme, sind diese letzteren Erwägungen jedoch nicht von großem botanischen Interesse.

Ein großer Teil von Barthelmess' Aufsatz ist bemüht, zu zeigen, daß das Plastochronverhältnis nur von beschränkter unmittelbarer Bedeutung für die eigentliche Entwicklungsphysiologie der „Ortsmuster" sei. Man muß sich aber darüber klar sein, daß Richards gar nicht behauptet hatte, daß dies Verhältnis eine tiefgehende physiologische Bedeutung habe, oder daß es womöglich als einer der physiologischen „Faktoren" zu betrachten sei, die für die Entwicklung der Blattmuster verantwortlich sind. Er hatte im Gegenteil eine dahingehende Auslegung ausdrücklich abgelehnt, z. B. „measures are needed whose validity and usefulness do not depend on the assumptions of some

particular phyllotaxis theory" (RICHARDS, 1951, S. 513), und wieder: „the questions discussed, and the validity of the analytical methods developed, are not directly concerned with those aspects of phyllotaxis theory that relate to the immediate physiological causes underlying the emergence of a primordium at a particular place on the apical dome. Only the well-known regularities in both tangential and radial spacing *due to these causes* have been accepted as facts of observation" (RICHARDS, S. 559).

Es besteht daher vollkommenes Einverständnis darüber, daß das Plastochronverhältnis das *Resultat* des unbekannten physiologischen Vorganges ist, der die Musterbildung herbeiführt, aber keineswegs einer der ursächlichen Faktoren der Blattstellungsmuster. Hingegen bleibt es ein Parameter für die geometrische Messung der Muster, welcher nicht nur bequem und zweckentsprechend, sondern auch vollkommen gültig ist; und dies würde genau so auf die ersten Muster die von den primordialen Entwicklungs-„feldern" gebildet werden, wenn man sie überhaupt messen könnte, zutreffen wie auf ihre späteren sichtbaren Erscheinungsformen. In diesem Zusammenhang ist auch hervorzuheben, daß der Divergenzwinkel, welcher einen gleich brauchbaren und gültigen Parameter für Beschreibungszwecke darstellt, ebenfalls keine physiologische Bedeutung besitzt, und seine Beziehung zur Entwicklungsphysiologie der Muster ein ebenso „künstlicher" Begriff wie das Plastochronverhältnis ist. Tatsächlich sollte es die Aufgabe der Entwicklungsphysiologie sein, die gefundenen Größen dieser Parameter zu erklären.

BARTHELMESS scheint es auch als eine Schwäche zu betrachten, daß das Plastochronverhältnis nicht eine echte Konstante darstellt, sondern daß zu erwarten ist, daß sich seine Größe ändert, wenn man von dem Bereich der jüngsten Primordien ausgehend über solche wachsenden Alters dem paraboloiden Scheitel abwärts folgt. Die Tatsache selbst trifft vollkommen zu, aber die BARTHELMESS'sche Kritik übersieht wiederum, daß dies Verhältnis zur Erleichterung *praktischer Messungen* der Blattstellung an Scheitelquerschnitten in Vorschlag gebracht wurde. Es war aber niemals angenommen worden, daß diese Proportion über eine große Scheiteloberfläche, noch selbst auch notwendigerweise auf eng begrenzten Bereichen konstant bliebe. RICHARDS (1951, S. 560 bis 561) hat aber Methoden in Vorschlag gebracht, die gerade auf diesen Fall zugeschnitten sind. Sie wurden allerdings nicht im Einzelnen besprochen, da sie nur einfache Abwandlungen der statistischen Regressionsanalyse darstellen, die allen, die an der Biometrie interessiert sind, bekannt sein dürften, aber keine neuen botanischen Ideen enthielten.

Wenn man ein Maß für Blattstellungen haben will, von dem anzunehmen ist, daß es über einen weiten Bereich des Scheitels ungefähr konstant bleibt, ist es offensichtlich vorzuziehen, einen Maßstab zu

suchen, der sich auf die tatsächlichen Parastichenkurven auf der Scheiteloberfläche bezieht, anstatt auf die transversale Projektion dieser Kurven. Ein solcher ist gegeben durch $r^{\text{cosec}\,\theta}$, wobei r das Plastochronverhältnis in einem beliebigen Bereich ist und Θ die Hälfte des entsprechenden „Scheitelwinkels" darstellt. Sowohl r wie Θ ändern sich, je niedriger am Scheitel die Messungen erfolgen; $r^{\text{cosec}\,\theta}$ dagegen bleibt konstant, solange sich die Parastichenkurven auf der Scheiteloberfläche unter gleichbleibendem Winkel schneiden. Dieser Maßstab entspricht dem „Equivalent Phyllotaxis-Index" von RICHARDS, zu dem er in genau der gleichen Beziehung steht wie r zu dem Phyllotaxis-Index:

$$\text{Phyllotaxis-Index} = 0{,}38—2{,}39 \log \log r.$$

$$\text{Equivalent Phyllotaxis-Index} = \text{Phyllotaxis-Index} + 2{,}39 \log \sin \Theta.$$
$$= 0{,}38 - 2{,}39 \log \log (r^{\text{cosec}\,\theta}).$$

Jedoch auch die verhältnismäßig größere Beständigkeit von $r^{\text{cosec}\,\theta}$ muß versagen, wenn die Internodien anfangen sich zu strecken.

BARTHELMESS kritisiert das Plastochronverhältnis also deshalb, weil es gewisse Eigenschaften nicht besitzt, deren Vorhandensein aber niemals behauptet worden ist. Es wird beabsichtigt, in kurzer Zeit die Ergebnisse von Untersuchungen zu veröffentlichen, die an Scheiteln von Flachs und Chrysanthemen mit diesem Maßstab durchgeführt worden sind. Diese Ergebnisse zeigen, wie gut das Plastochronverhältnis zur Untersuchung gerade der *nicht-konstanten* Scheiteleigentümlichkeiten geeignet ist, die BARTHELMESS erörtert, einschließlich des Falles von „arithmetischem Wachstum", dem er besondere Wichtigkeit beilegt. Diese Untersuchungen veranschaulichen auch, daß es unter Benutzung von aufeinanderfolgenden Querschnitten von festliegender Dicke ebenso einfach ist, die Scheitelform und Parastichenkurven von *spiraligen* Systemen zu untersuchen wie von jeder anderen Blattstellungsanordnung (vgl. RICHARDS, 1951, S. 540). Es ist weder nötig (wie BARTHELMESS anscheinend glaubt) noch wünschenswert, auf Längsschnitte zurückzugreifen, in denen, wie er selbst sagt, die ontogenetische Reihenfolge der Primordien undeutlich ist. Diese Erwägungen bilden daher keine Grundlage für BARTHELMESS' Kritik (BARTHELMESS, 1954 S. 406).

BARTHELMESS ist nun aber gerade an den primordialen Entwicklungs-„Feldern" interessiert. Diese sind jedoch nicht wahrnehmbar und man hat keine unzweideutige Kenntnis von ihnen, z. B. darüber, woraus sie bestehen, über ihre Form und Größe, darüber, ob ihre Zentren zuerst entstehen (wonach sich die „Felder" allmählich ausdehnen, bis sie die älteren „Felder" berühren), oder darüber, ob sie sich als Ganzes entwickeln, sobald ein ausreichend großer, freier Raum am Scheitel entsteht, um sie aufzunehmen (sodaß die Blattstellungsanordnung aus der engen Packung resultiert). Nichtsdestoweniger liegt es auf der Hand, daß, wenn wir überhaupt in der Lage wären, dieses primäre „Feld"-

Muster zu erfassen und zu messen, es in genau der gleichen Weise zu charakterisieren wäre, wie es für die sichtbaren Primordien vorgeschlagen ist — der einzige Unterschied würde darin bestehen, daß, da die „Felder" sich in einer gewissen Entfernung unter der Scheiteloberfläche befinden, diese nicht mehr die bestgeeignete Oberfläche bilden würde, auf die das Muster zu beziehen wäre; eine gedachte, durch die „Mittelpunkte" der verschiedenen dreidimensionalen Einheiten verlaufende Fläche dürfte zweckmäßigerweise an ihre Stelle gesetzt werden. Wenn die Messungen, gemäß den vorgeschlagenen Methoden, bis zu den bezeichneten Mittelpunkten ausgeführt würden, so würde sich dies automatisch ergeben.

Die drei Parameter — Phyllotaxis-Index (oder besser „Equivalent Phyllotaxis Index"), Scheitelwinkel und Divergenzwinkel — würden dann die Stellungen der „Feld-Mittelpunkte" innerhalb des Scheitels vollständig festlegen; und die größtmögliche Fläche eines einzelnen „Feldes" (d. h. der von dem „Feld" eingenommene Teil der maßgeblichen Oberfläche) könnte dann in derselben Weise bestimmt werden, wie es jetzt für die sichtbaren Primordien auf der Scheiteloberfläche möglich ist. Wenn es sich ferner wirklich erweisen sollte, daß sich die Entwicklungs-„Felder" in den vorprimordialen Stadien gegenseitig berühren, wie Barthelmess es anzunehmen scheint (während der Verfasser dies bezweifelt), dann könnte man auch die Kontakt-Parastichen angeben. Andererseits würde der über einem einzelnen „Feld" mit der Spitze im Scheitelmittelpunkt errichtete Winkel sehr weitgehenden Aufschluß nicht nur über die Stellungen der verschiedenen „Felder", sondern auch über ihre Formen (im Schnitt) und über ihre Kontakte geben. Diese und noch andere Wege, derartige Erkenntnisse zu vermitteln, wurden angegeben bei Richards (1951, S. 516 und 519).

Die vorgeschlagenen Parameter würden sich daher *genau so als für das Muster der primordialen Entwicklungs-„Felder" anwendbar und maßgebend erweisen, wie sie es jetzt für die sichtbaren Primordien sind*; in der Tat kommen die endgültigen Vorschläge von Barthelmess (1954, S. 409) zu diesen praktischen Gesichtspunkten, im Hinblick auf seine früheren Bemerkungen, denen des Verfassers überraschend nahe.

Barthelmess hofft, daß die Zeit komme, wo eine verbesserte Analyse der Muster primordialer „Felder" in der organogenen Zone möglich sein werde. Er erinnert daran, daß Richards' „area ratio" (1951, S. 553 bis 554, nämlich das Verhältnis der transversalen Fläche des Scheitels zu der größtmöglichen transversalen Fläche des Primordiums) genau dem Plastochronverhältnis oder dem Phyllotaxis-Index entspricht und einfach von ihm abgeleitet werden kann. Aber Barthelmess findet beide Maßstäbe unbefriedigend, da der erstere eine Längen- und der zweite eine Flächenproportion darstellt. Er hält es für theoretisch wünschenswert, statt dessen eine Proportion von Volumina zu benutzen, um die

Parastichenkurven in der organogenen Zone zu charakterisieren, da wir es ja tatsächlich mit Einheiten zu tun hätten, die sich über drei Dimensionen erstrecken. Er hält es deshalb für das beste, das Plastochronverhältnis folgendermaßen neu zu definieren: „Größenverhältnis zwischen dem Determinationsraum des jüngsten Primordiums und dem zur Verfügung stehenden determinationsfreien Raum der organogenen Zone des Scheitels während der Determinationsphase des betreffenden Plastochrons." „Von diesem Größenverhältnis wird nun die Zahl der Kontaktparastichen in ähnlicher Weise bestimmt, wie es für die ursprünglich in der Definition angesprochene radiale Komponente abgeleitet wurde" (Barthelmess 1954, S. 409).

Während dieser Vorschlag auf den ersten Blick einleuchtend erscheint, zeigt sich bei näherer Überlegung, daß seine Annahme, weit entfernt davon unsere Vorstellungen klarer zu machen, viel wahrscheinlicher nur zu einer weitgehenden Komplizierung der geometrischen Analyse eines einzelnen Blattstellungssystems und zur Preisgabe eines Maßstabes führen würde, mit dessen Hilfe eine Art direkt mit anderen Arten verglichen werden kann. Denn dies Volumenverhältnis steht, im Gegensatz zu dem eigentlichen Plastochronverhältnis und der „area ratio", *nicht* in unzweideutiger Beziehung zu dem Blattstellungsmuster.

Der Grund ist leicht erkennbar, wenn man sich darüber klar ist, daß wir es in der Beschreibung der Blattstellungen nur mit *Oberflächengeometrie* zu tun haben, wenn auch die Elemente, die die Oberflächenmuster bestimmen, gleichzeitig Elemente von dreidimensionalen Körpern sind (die Primordien usw.). Denn die spiraligen und anderen Blattstellungsmuster, die wir charakterisieren wollen, sind für die hier wesentlichen Zwecke zweidimensional, obwohl sie tatsächlich die Oberfläche irgendeines Umdrehungskörpers einnehmen können; z. B. gibt es überhaupt kein wirklich dreidimensionales Analogon zu einem geometrischen Fibonacci-System.

In der botanischen Praxis war es üblich, die Stellungen von Primordien, Blättern, Blüten usw. auf die Oberfläche der Aehse zu beziehen, aus der sie hervortreten; aber es besteht kein logischer Grund, warum diese Oberfläche nicht durch irgendeine vorgestellte ersetzt werden sollte, wie z. B. die oben vorgeschlagene, die durch die „Zentren" der primordialen Entwicklungs-„Felder" geht. Aber welche Oberfläche, in Beziehung, zu der ein Blattstellungssystem bestimmt werden soll, wir auch immer wählen, *für das auf dieser Oberfläche gebildete Muster ist es offensichtlich bedeutungslos, wie weit sich die primordialen Entwicklungs-„Felder" oder jungen Blätter im rechten Winkel zu ihr — über oder unter ihr — erstrecken.* Der Raum des „Feldes" gleich dem eines Primordiums ist also in sich selbst belanglos für das Muster und die Parastichenkurven, die er bestimmen soll: von direkter Bedeutung sind nur die Größe und

Form der Fläche, die das „Feld" auf der maßgeblichen Oberfläche einnimmt. Wenn die Blattstellung eines und desselben Knospenscheitels auf zwei verschiedene Oberflächen bezogen werden soll, so wäre es offensichtlich leicht möglich, daß die entstehenden beiden Blattstellungssysteme verschiedene Parameter haben würden, wie auch immer die letzteren definiert würden.

Wenn man allerdings die Volumina und die *dreidimensionalen Formen* der Entwicklungs-„Felder" und des etwas nebelhaften „determinationsfreien Raumes der organogenen Zone des Scheitels" genau kennen würde, so könnte man das ganze dreidimensionale System rekonstruieren. Man würde dann wissen, wo auf jeder möglichen in bezug genommenen Oberfläche nicht nur die „Feld"-Kontakte (falls sie existieren) liegen, sondern auch was die genauen Stellungen und Formen der einzelnen „Felder" sind. Das würde dann wirklich volle Kenntnis bedeuten. Allerdings würde die Geometrie ersichtlich sehr komplex und schwerfällig werden, und nützliche Vergleiche zwischen den Blattstellungen von Scheiteln mit „Feldern" verschiedener Form könnten nicht ohne weiteres angestellt werden. Um daher Maßstäbe für brauchbare Vergleiche zwischen solch dreidimensionalen Mustern zu finden, müßte man wieder irgendwelche gemeinsamen quantitativen Elemente abstrahieren, die die gewünschte Auskunft geben. Gerade zu diesem Zweck aber wurden das „Plastochronverhältnis" oder „Phyllotaxis-Index" und der „Equivalent Phyllotaxis-Index" vorgeschlagen. Das von BARTHELMESS empfohlene Volumenverhältnis würde aber solche Kenntnis über die Größenordnung der Blattstellungen nicht vermitteln. Wenn dies Verhältnis vielleicht auch für andere Zwecke nützlich sein möchte, so kann es doch niemals für die Analyse oder Bestimmung der Blattstellungen im üblichen Sinne von Nutzen sein.

This article was written originally in English, and the author is deeply indebted to a friend (who wishes to remain anonymous) both for undertaking the difficult task of translation and for executing it in so able and painstaking a manner.

Literatur.

BARTHELMESS, A.: Über Musterbildung am Sproßscheitel der Phanerogamen. I. Planta (Berl.) **43**, 393—410 (1954). — RICHARDS, F. J.: Phyllotaxis: Its quantitative expression and relation to growth in the apex. Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B **235**, 509—564 (1951).

Dr. F. J. RICHARDS, Imperial College Laboratory,
Rothamsted Experimental Station, Harpenden, Herts., England.

Planta, Bd. 45, S. 208—212 (1955).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Frankfurt a. M.

Kurze Mitteilung.

DIE ZEITWIRKUNG VON TEMPERATURÄNDERUNGEN AUF DIE CO_2-ABGABE VON KARTOFFELPARENCHYM.

Von

GÜNTHER ROSENSTOCK.

Mit 1 Textabbildung.

(Eingegangen am 28. Oktober 1954.)

Pflanzliche Gewebe sind an ihrem Standort mehr oder minder rasch erfolgenden Temperaturänderungen unterschiedlichen Ausmaßes unterworfen. Insbesondere kommt es dadurch, daß Strahlungsenergie nach Maßgabe ihrer Absorption durch pflanzliches Gewebe dortselbst teilweise in Wärme umgewandelt wird, sowohl innerhalb des absorbierenden Gewebes als auch in dessen unmittelbarer Nähe zu Temperaturerhöhungen. Umgekehrt findet beim Aussetzen der Bestrahlung zwangsläufig eine Herabsetzung der Temperatur innerhalb und außerhalb des Gewebes statt. Daß dabei mitunter sogar beträchtliche Temperaturänderungen bewirkt werden, konnte schon mehrfach beobachtet werden (HENRICI 1919, HARDER 1930, HARDER, FILZER und LORENZ 1931, BOSIAN 1933, TRANQUILLINI 1954). Weniger wurde dagegen die Tatsache beachtet, daß insbesondere die strahlungsbedingten Temperaturänderungen außerordentlich rasch eintreten und somit geradezu stoßartig auf die Gewebe einwirken können. Dies gilt sowohl für Untersuchungen am natürlichen Standort als auch für Versuchsdurchführungen im Laboratorium. Es erschien daher notwendig, vor allem die Zeitwirkung solcher mehr oder minder rasch herbeigeführter Temperaturänderungen auf die CO_2-Abgabe pflanzlicher Gewebe zu studieren. Dabei sollte zunächst auf die Verwendung einer Lichtquelle als indirekten Wärmespenders wegen möglicher lichtbedingter Atmungsbeeinflussung verzichtet werden (MONTFORT und ROSENSTOCK 1950, ROSENSTOCK 1951); die Temperaturänderungen sollten vielmehr auf direktem Wege durch Überführung des Untersuchungsmaterials in Luft höherer bzw. niederer Temperatur bewirkt werden.

Methodik. Etwa 2 mm dünne Scheiben aus der Knolle von *Solanum tuberosum* (Sorte „Bona"), deren CO_2-Abgabe während mehrerer Tage unter konstanten Bedingungen durch frühere Untersuchungen gut bekannt ist (ROSENSTOCK 1951), werden nach kurzem Abspülen unter fließendem Leitungswasser etwa 24 Std in strömender, wasserdampfgesättigter Luft von 20° C im Dunkeln aufbewahrt und anschließend auf ihre CO_2-Abgabe im Hinblick auf mehr oder minder schnell

durchgeführte Temperaturänderungen mit Hilfe des Ultrarotabsorptionsschreibers (URAS) untersucht. Bezüglich der Einzelheiten der Apparatur und ihres Fehlerbereichs sei auf die Arbeit von EGLE und SCHENK (1951) verwiesen. Mikroskopische Kontrollen an den Kartoffelscheiben vor und nach den Versuchen lassen unter den gegebenen Versuchsbedingungen keinen nennenswerten Befall der Scheiben durch Mikroorganismen erkennen. Die beschriebenen Versuchsergebnisse können daher nicht auf die Anwesenheit solcher Mikroorganismen zurückgeführt werden.

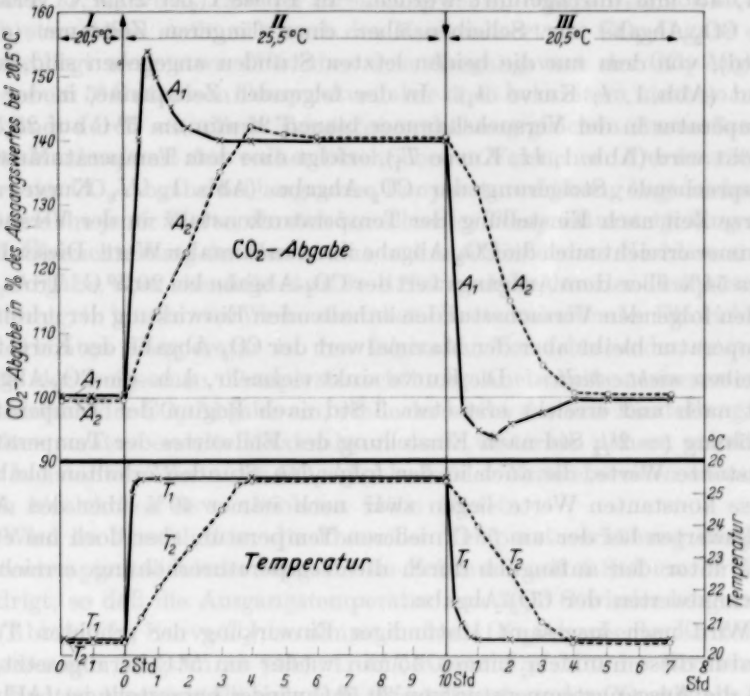


Abb. 1. Zeitphasen der CO_2-Abgabe von Kartoffelscheiben bei schneller und langsamer Temperaturerhöhung bzw. Temperatursenkung um jeweils 5° C. Oben: CO_2-Abgabe. A_1: CO_2-Abgabe bei raschen Temperaturänderungen; A_2: CO_2-Abgabe bei langsamen Temperaturänderungen. Unten: Temperatur. T_1: Schnelle Temperaturänderungen in der Kammer; T_2: langsame Temperaturänderungen in der Kammer.

Die Veränderungen der Temperatur in der Versuchskammer werden durch mehr oder minder rasches Aufwärmen bzw. Abkühlen des die verdunkelte Kammer umspülenden Wassers bewirkt. Die Kontrolle der Temperatur erfolgt mittels eines Thermometers mit $^1/_{10}$-Grad-Einteilung, dessen Reservoir unmittelbar der Oberseite des Versuchsobjektes in der Kammer anliegt. Die in der Abb. 1 angegebenen Werte sind Mittelwerte aus mehreren Meßreihen. Die Einzelkurven weisen nur geringfügige Abweichungen auf.

Abb. 1 zeigt die über längere Zeit studierte Beeinflussung der CO_2-Abgabe von Kartoffelscheiben durch mehr oder minder rasch durchgeführte Erhöhungen bzw. Herabsetzungen der Temperatur in der Versuchskammer um jeweils 5° C. Dabei ergeben sich beim Vergleich zwischen

den Wirkungen relativ kurzfristig erzielter Steigerungen und ebensolcher Senkungen der Temperatur einerseits und beim Vergleich zwischen den Wirkungen schnell und langsam herbeigeführter Temperaturänderungen andererseits bedeutsame Unterschiede:

Die Kurven A_1 und T_1 in Abb. 1 zeigen das Ergebnis einer Versuchsreihe, bei der die Temperaturänderungen relativ kurzfristig binnen 25 bzw. 45 min durchgeführt wurden. In Phase I bei 20,5° C verläuft die CO_2-Abgabe der Scheiben über einen längeren Zeitraum (etwa 6 Std), von dem nur die beiden letzten Stunden angegeben sind, konstant (Abb. 1, *I*, Kurve A_1). In der folgenden Zeitspanne, in der die Temperatur in der Versuchskammer binnen 25 min um 5° C auf 25,5° C erhöht wird (Abb. 1, *II*, Kurve T_1), erfolgt eine dem Temperaturanstieg entsprechende Steigerung der CO_2-Abgabe (Abb. 1, *II*, Kurve A_1). Kurze Zeit nach Einstellung der Temperaturkonstanz in der Versuchskammer erreicht auch die CO_2-Abgabe ihren maximalen Wert. Dieser liegt etwa 54% über dem Ausgangswert der CO_2-Abgabe bei 20,5° C. Trotz der in den folgenden Versuchsstunden anhaltenden Einwirkung der erhöhten Temperatur bleibt aber der Maximalwert der CO_2-Abgabe der Kartoffelscheiben *nicht erhalten*. Die Kurve sinkt vielmehr, d. h. die CO_2-Abgabe läßt nach und erreicht erst etwa 3 Std nach Beginn der Temperaturerhöhung (= $2^1/_2$ Std nach Einstellung des Endwertes der Temperatur) konstante Werte, die auch in den folgenden Stunden erhalten bleiben. Diese konstanten Werte liegen zwar noch immer 40% über den Ausgangswerten bei der um 5° C niederen Temperatur, aber doch um etwa 15% unter den anfänglich durch die Temperaturerhöhung erreichten Maximalwerten der CO_2-Abgabe..

Wird nach insgesamt 10stündiger Einwirkung der erhöhten Temperatur diese nunmehr binnen 45 min wieder um 5° C herabgesetzt, so daß die Ausgangstemperatur von 20,5° C wieder hergestellt ist (Abb. 1, *III*, Kurve T_1), so folgt entsprechend ein Abfall der Kurve der CO_2-Abgabe (Abb. 1, *III*, Kurve A_1). Dabei fällt auf, daß die CO_2-Abgabe zunächst sogar unter die Ausgangswerte bei der gleichen Temperatur sinkt und kurz nach Einstellung der Temperaturkonstanz in der Versuchskammer ihr Minimum erreicht. Dieses liegt etwa 6% unter dem Wert der CO_2-Abgabe in Phase I. Trotz anhaltender Einwirkung der gleichen Temperatur in den folgenden Versuchsstunden überwindet die CO_2-Abgabe das Minimum und erreicht etwa 4 Std nach Beginn der Temperaturherabsetzung (= $3^1/_4$ Std nach Einstellung der Endtemperatur in der Kammer) konstante Werte. Diese bleiben auch späterhin erhalten; sie stimmen mit den am Beginn des Versuches bei der gleichen Temperatur erhaltenen Werten überein.

Die Kurven A_2 und T_2 in Abb. 1 zeigen das Ergebnis einer Versuchsreihe, bei der im Gegensatz zu den vorher beschriebenen Versuchen die

Temperaturänderungen von 5° C nicht relativ kurzfristig, sondern nur langsam im Zeitraum von etwa 4 Std durchgeführt werden. Während die CO_2-Abgabe in Phase I bei 20,5° C wiederum während mehrerer Stunden vollkommen konstant verläuft (Abb. 1, *I*, Kurve A_2), erfolgt in der sich anschließenden Phase der nur langsam ansteigenden Temperatur (Abb. 1, *II*, Kurve T_2) ein ebenso allmählicher Anstieg der CO_2-Abgabe (Abb. 1, *II*, Kurve A_2). Mit der Erreichung der Endtemperatur von 25,5° C nach etwa 4 Std stellt sich auch der Maximalwert der CO_2-Abgabe ein. Dieser liegt zwar etwa 43% über dem Ausgangswert der CO_2-Abgabe bei der um 5° C niederen Temperatur, aber doch bei weitem nicht so hoch wie jener durch schnellere Temperaturerhöhung gleichen Ausmaßes erzielte Maximalwert des vorher beschriebenen Versuches. Der maximale Wert der CO_2-Abgabe bei langsamer Temperaturerhöhung liegt vielmehr in der Höhe jener Werte, die sich bei schneller Temperatursteigerung erst nach Überschreitung des Maximums und anschließendem Nachlassen der CO_2-Abgabe, aber ebenfalls etwa 3—4 Std nach Beginn der Temperaturänderung, in konstanter Weise einstellen. Trotz anhaltender Einwirkung der erhöhten Temperatur in den folgenden Versuchsstunden tritt im Falle der langsamen Temperaturerhöhung auch kein nennenswertes Nachlassen der CO_2-Abgabe ein, vielmehr bleibt der mit Einstellung der Endtemperatur erzielte Maximalwert auch weiterhin nahezu erhalten. Die konstanten Werte der CO_2-Abgabe beider Versuchsreihen stimmen auch hinsichtlich ihrer absoluten Höhe überein.

Wird im Anschluß an die Phase der Temperaturerhöhung die Küvettentemperatur wieder langsam im Zeitraum von 4 Std um 5° C erniedrigt, so daß die Ausgangstemperatur von 20,5° C wieder hergestellt ist (Abb. 1, *III*, Kurve T_2), so nimmt auch die CO_2-Abgabe der Kartoffelscheiben nur langsam ab (Abb. 1, *III*, Kurve A_2). Mit der Erreichung der Endtemperatur stellt sich auch sofort Konstanz der CO_2-Abgabe ein, die auch in den folgenden Stunden bei anhaltender Einwirkung der gleichen Temperatur erhalten bleibt. Diese konstanten Werte stimmen hinsichtlich ihrer absoluten Höhe einerseits mit den am Beginn des Versuches bei der gleichen Temperatur erzielten Werten und zum anderen mit jenen überein, die sich bei rascher Temperatursenkung im Anschluß an eine vorübergehende Hemmung der CO_2-Abgabe ergaben.

Andere gleichartig durchgeführte Versuche mit Temperaturänderungen von 0,5—10° C im Bereich von 20—30° C zeitigten grundsätzlich die gleichen Ergebnisse, auch bei fortlaufender Wiederholung gleichartiger Temperatursprünge. Diese Tatsache und der Vergleich der in Abb. 1 dargestellten Wirkungen von relativ schneller Temperaturerhöhung und ebensolcher Temperatursenkung (Kurve A_1) lassen daran denken, daß es sich möglicherweise um Temperaturschockwirkungen handelt, die sicher nicht identisch sind mit jenen von Guha Thakurta

und Dutt (nach Bünning 1953) bei den Blüten von *Helianthus annuus* ausschließlich bei Temperaturen über 34° C festgestellten Vorgängen. Es erscheint bedeutsam, daß die beschriebenen Reaktionen bei zahlreichen anderen Geweben, nicht assimilierenden und assimilierenden, festzustellen sind. Kurve A_2 zeigt aber, daß die Reaktionen bei langsamer Temperatursteigerung bzw. -senkung nicht zu beobachten sind. Umgekehrt könnte erwartet werden, daß bei noch schnelleren als den beschriebenen Temperaturänderungen, wie sie — gemäß der einleitenden Betrachtung — durch plötzliche Licht- bzw. Dunkelsetzung bewirkt werden, noch größere Effekte zu beobachten sind. Hierüber wird demnächst an anderer Stelle berichtet. Eine kausalanalytische Deutung der Reaktionen bleibt weiteren eingehenden Untersuchungen überlassen.

Literatur.

Bosian, G.: Z. Bot. **26**, 209 (1933). — Bünning, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze, 3. Aufl. Berlin: Springer 1953. — Egle, K., u. W. Schenk: Ber. dtsch. bot. Ges. **64**, 181 (1951). — Harder, R.: Z. Bot. **23**, 703 (1930). — Harder, R., P. Filzer u. A. Lorenz: Jb. wiss. Bot. **75**, 45 (1931). — Henrici, M.: Verh. Ges. dtsch. Naturforsch. Basel **30**, 43 (1919). — Montfort, C., u. G. Rosenstock:, Z. Naturforsch. **5b**, 171 (1950). — Rosenstock, G.: Planta (Berl.) **40**, 70 (1951). — Tranquillini, W.: Ber. dtsch. bot. Ges. **67**, 191 (1954).

Dr. Günter Rosenstock, Frankfurt a. M.,
Botanisches Institut der Universität, Senckenberganlage 27.

Planta, Bd. 45, S. 213—216 (1955).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Bonn.

ÜBER DEN ZUSAMMENHANG ZWISCHEN STRECKUNGS-WACHSTUM UND EIWEISS-SYNTHESE.

Von

WALTER SCHUMACHER und HEINRICH MATTHAEI.

(Eingegangen am 18. Januar 1955.)

Die noch immer weitgehend ungeklärte Frage nach der Mechanik des Streckungswachstums war in den letzten Jahren verschiedentlich der Anlaß, daß nicht nur den Vorgängen in der wachsenden Zellwand, sondern auch eventuellen Veränderungen im Protoplasma verstärkte Aufmerksamkeit gewidmet wurde. So ist u. a. besonders von FREY-WYSSLING und seinen Mitarbeitern (1940, 1941, 1944) darauf hingewiesen worden, daß die von der Schule der älteren Pflanzenphysiologen (PFEFFER, JOST, BOYSEN-JENSEN u. a.) vertretene Ansicht, wonach das Plasma während des Streckungswachstums nicht mehr vermehrt werde, sondern seinen im Embryonalwuchs erreichten Stand während der intensiven Wasseraufnahme mehr oder weniger beibehalte, nicht richtig sein könne. BLANK u. FREY-WYSSLING, aber auch REID, WIRTH, WANNER, BROWN u. BROADBENT, ERICKSON u. GODDARD und zuletzt noch AVERY u. ENGEL berichteten übereinstimmend, daß sich auch noch während des Streckungswachstums in Gramineenfilamenten, Koleoptilen, Hypanthien und Wurzelspitzen eine Zunahme des Eiweiß-N bzw. wenigstens des Gesamtstickstoffs nachweisen lasse. Sie glaubten daraus schließen zu können, daß das Streckungswachstum offenbar notwendig nicht nur mit einer verstärkten Wasseraufnahme, sondern auch mit einem gleichzeitigen Plasmawachstum verbunden sei. Nur BURSTRÖM hat diese gleichzeitige Eiweißzunahme beim Streckungswachstum von Weizenwurzeln in Abrede gestellt, während THIMANN wenigstens vorsichtig bemerkte, daß die Bedeutung dieser gleichzeitigen „Plasma"vermehrung für die Mechanik des Streckungswachstums noch zu klären sei. In der Tat ist bekannt genug, daß Parallelität zweier Vorgänge noch keineswegs mit Sicherheit den Schluß auf eine Kausalverbindung gestattet, ja, daß ein einziger gegenteiliger Versuch genügt, um eine derartige These zu erschüttern.

Ein solcher gegenteiliger Befund lag aber, ohne von der Wachstumsforschung allerdings besonders beachtet zu werden, bereits seit 1932 vor, wo der eine von uns (SCH.) anläßlich anderer Studien beobachtete, daß die starke Streckung sich entfaltender Korollen von *Hydrocleis* und *Dahlia* unter weitgehender Konstanz des Eiweißgehaltes erfolgte. Da

es sich hier um eine für die Klärung des Streckungswachstums grundsätzlich bedeutsame Frage handelt, schien es uns wünschenswert, die sich bisher nur auf wenige Analysen stützenden Befunde an Blütenblättern auf eine breitere Basis zu stellen. Im folgenden soll an Hand

Tabelle 1.

Nr.	Datum	Objekt	Fläche cm^2	Frischgewicht mg	Eiweiß-N γ
		Anemone silvestris.			
128a	13. 5., 18 Uhr	12 Blütenblätter von 6 sich soeben öffnenden Blüten	19,2	235	526
b	18. 5., 11 Uhr	12 Blütenblätter derselben, strahlend geöffneten Blüten	45,2 (+131%)	494 (+110%)	473 (−10%)
129a	13. 5., 20^{30} Uhr	12 Blütenblätter von 6 sich soeben öffnenden Blüten	20,9	245	511
b	18. 5., 11 Uhr	12 Blütenblätter derselben, strahlend geöffneten Blüten	45,2 (+116%)	482 (+97%)	449 (−12%)
		Tulipa Gesneriana („Yellow Giant")			
17/Ia	12. 5., 11^{30} Uhr	Je eine median abgetrennte Hälfte desselben, durch tagesperiodische Temperaturwechsel zu Öffnungs- und Schließbewegungen	8,8	286	317
b	15. 5., 16^{30} Uhr	veranlaßten Blütenblattes (ab 10 Uhr: 24^0, ab 20 Uhr: 8^0 C). Gesamtblühdauer etwa 9 d.-Anfangswerte zur Zeit des ersten Öffnens	13,4 (+52%)	438 (+53%)	276 (−13%)
IIa	12. 5., 11^{30} Uhr	Ebenso behandelte Hälften eines anderen Blütenblattes derselben Tulpe	8,0	265	314
b	15. 5., 16^{30} Uhr		13,2 (+66%)	431 (+63%)	269 (−14%)
		Dahlia sp. „Morgenlicht".			
171a	31. 8., 12 Uhr	4 „Zungen" von 4 der 8 Zungenblüten eines Körbchens	20,3	325	604
b	1. 9., 12 Uhr	Die 4 übrigen „Zungen"	30,1 (+48%)	452 (+39%)	600 (−0,7%)
173a	31. 8., 12 Uhr	4 „Zungen" von 4 der 8 Zungenblüten eines Körbchens	21,3	341	781
b	1. 9., 12 Uhr	Die 4 übrigen Zungen	38,4 (+80%)	583 (+71%)	784 (+0,4%)

Tabelle 1. (Fortsetzung.)

Nr.	Datum	Objekt	Länge mm	Frischgewicht mg	Eiweiß-N γ
		Pellia epiphylla.			
104/1	9. 3., 18^{15} Uhr	20 Sporogonstiele, noch kaum gestreckt	164	60,5	27
2	11. 3., 11 Uhr	20 Sporogonstiele nach weitgehender, aber noch nicht vollständiger Streckung	584 (+258%)	190 (+214%)	25,5 (−6%)
107/1	12. 3., 10 Uhr	20 Sporogonstiele, noch kaum gestreckt	162	46	25,5
2	15. 3., 13 Uhr	20 Sporogonstiele nach weitgehender, aber noch nicht vollständiger Streckung	550 (+240%)	120 (+161%)	22,5 (−12%)

weniger ausgewählter Beispiele nur kurz über unsere bisherigen Ergebnisse berichtet werden, während die ausführliche Darstellung des weit größeren Analysenmaterials einer späteren Veröffentlichung vorbehalten bleibt.

Wie durch die Untersuchungen von Schumacher (1932), Combes (1935, 1936), Phillis u. Mason (1936) u. a. bekannt geworden ist, wird die Eiweißsynthese in den Korollen der untersuchten Blüten offenbar schon zu einem sehr frühen Zeitpunkt abgeschlossen, vielfach, wenn die Knospe noch nicht entfaltet ist. Nach der Öffnung der Blüte setzt bereits wieder Eiweißabbau und N-Rücktransport ein. Nach unseren neueren Erfahrungen scheint allerdings der Zeitpunkt, zu dem die Prozesse rückläufig werden, die Blütenblätter also „abbauen", bei den einzelnen Objekten etwas verschieden zu liegen, so daß durchaus Fälle beobachtet werden können, wo die Eiweißsynthese auch noch während des Streckungswachstums andauert. Es kann jedoch keinem Zweifel unterliegen, daß es Objekte gibt, bei denen das intensive Flächenwachstum der Blütenblätter unter völliger Eiweißkonstanz, ja, teilweise sogar noch in der bereits einsetzenden Phase des Eiweißabbaus erfolgt. In unserer Tabelle 1 sind die Analysenwerte für einige derartige Beispiele angegeben. Daß auch andere Organe ähnliches zeigen können, beweisen die ebenfalls mit angeführten Analysendaten für die Sporogonstiele des Lebermooses *Pellia epiphylla*, deren Streckungswachstum seinerzeit von Overbeck anatomisch genauer untersucht worden ist. Die Beweise, daß es sich in allen Fällen um reines Streckungswachstum handelt, werden später vorgelegt werden.

Wir möchten aus diesen Zahlen folgern, daß das Streckungswachstum nicht notwendig mit einer gleichzeitigen Zunahme des Eiweiß-N und — wenn dieser weitere Schluß überhaupt zulässig ist — mit einem Plasmawachstum verknüpft ist, sondern daß es sich hierbei um zwei verschiedene, nicht unmittelbar miteinander verbundene Vorgänge

handelt. Die von Frey-Wyssling und den anderen Autoren beobachtete Parallelität mag in vielen Fällen mehr oder weniger gegeben sein. Es besteht aber kein Grund, die beiden Prozesse einander kausal zuzuordnen. Richtig dürfte vielmehr auch heute noch die Meinung der älteren Physiologen sein, die, wie z. B. Sachs, Plasmawachstum und Streckungswachstum nicht unmittelbar miteinander verbanden, ohne allerdings die Möglichkeit einer gewissen zeitweiligen Überschneidung auszuschließen. Hiermit soll jedoch nicht bestritten werden, daß sich während des Streckungswachstums noch andere Veränderungen im Protoplasma abspielen könnten, die im Gegensatz zu den Verschiebungen im Eiweißstoffwechsel für die Mechanik des Vorgangs von wirklich entscheidender Bedeutung sind.

Zusammenfassung.

Es werden für das Flächenwachstum von Korollen sowie für die Streckung der Sporogonstiele von *Pellia* einige Meßergebnisse mitgeteilt, die klar zeigen, daß ein bedeutendes Streckungswachstum ohne gleichzeitige Zunahme des „Eiweiß-N", ja, sogar unter dessen Abnahme erfolgen kann.

Literatur.

Avery, G. S., and F. Engel: Total nitrogen in relation to age and position of cells in Avena coleoptiles. Amer. J. Bot. **41**, 310 (1954). — Blank, F., u. A. Frey-Wyssling: Der Stickstoffhaushalt der Roggenfilamente. Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges. 120. Verslg Locarno 1940, S. 165. — Protoplasmawachstum und Stickstoffwanderung in der Koleoptile von Zea Mays. Ber. schweiz. bot. Ges. **51**, 116 (1941). — Protoplasmic growth in the Hypanthium of Oenothera acaulis during cell elongation. Ann. of Bot. **8**, 71 (1944). — Brown, R., and D. Broadbent: The development of cells in the growing zones of the root. J. of Exper. Bot. **2**, 89 (1951). — Burström, H.: Studies on growth and metabolism of roots. V. Cell elongation and dry matter content. Physiol. Plantarum (Copenh.) **4**, 199 (1951). — Combes, R.: Étude biochimique de la fleur. C. r. Acad. Sci. Paris **200**, 578, 1970 (1935); **203**, 1282 (1936). — Erickson, R. O., and D. R. Goddard: An analysis of root growth in cellular and biochemical terms. Growth Symposion **10**, 89 (1951). — Frey-Wyssling, A.: Das Streckungswachstum der pflanzlichen Zellen. Arch. Klaus-Stiftg, Erg.bd. **20**, 381—402 (1945). — Overbeck, F.: Beiträge zur Kenntnis der Zellstreckung (Untersuchungen am Sporogonstiel von Pellia epiphylla). Z. Bot. **27**, 129 (1934). — Phillis, E., and T. G. Mason: Further studies on transport in the cotton plant. VI. Ann. of Bot. **50**, 679 (1936). — Reid, M. E.: A study of physical and chemical changes in the growing region of primary roots of cowpea seedlings. Amer. J. Bot. **28**, 45 (1941). — Sachs, J.: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. S. 416. Leipzig 1887. — Schoch-Bodmer, H., u. P. Huber: Über die Filamentstreckung bei Secale cereale. Verh. naturforsch. Ges. Basel **56**, 343 (1945). — Schumacher, W.: Über Eiweißumsetzungen in Blütenblättern. Jb. wiss. Bot. **75**, 581 (1932). — Thimann, K. V.: Studies on the physiology of cell enlargement. Growth Symposion **10**, 5 (1951). — Wanner, H.: Histologische und physiologische Gradienten in der Wurzelspitze. Ber. schweiz. bot. Ges. **60**, 404 (1950). — Wirth, P.: Membranwachstum während der Zellstreckung. Ber. schweiz. bot. Ges. **56**, 175 (1946).

Prof. Dr. W. Schumacher, Bonn, Botan. Institut der Universität, Meckenheimer Allee 170.

Aufnahmebedingungen.

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photos.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse im Umfang von im allgemeinen höchstens 1 Seite anzufügen.

Körperbau und Charakter

Untersuchungen zum Konstitutionsproblem und zur Lehre von den Temperamenten. Von Dr. Dr. h. c. **Ernst Kretschmer**, ord. Professor für Psychiatrie und Neurologie in Tübingen. Einundzwanzigste und zweiundzwanzigste, wesentlich verbesserte und vermehrte Auflage. Mit 81 Abbildungen. XIII, 444 Seiten Gr.-8°. 1955.

Ganzleinen DM 29.60

Inhaltsübersicht: Erster Teil: **Der Körperbau.** I. Methodisches. — II. Die Körperbautypen. — III. Gesichts- und Schädelbau. — IV. Körperoberfläche. — V. Die dysplastischen Spezialtypen. — VI. Vegetative und endokrine Funktionen. — VII. Konstitutionsaufbau. — Zweiter Teil: **Die Temperamente.** VIII. Charakterologische Familienforschung. — IX. Die cycloiden Temperamente. — X. Die schizoiden Temperamente. Allgemeiner Teil. — XI. Die schizoiden Temperamente. Spezieller Teil. — XII. Die cyclothymen und schizothymen Durchschnittsmenschen. — XIII. Die viscösen Temperamente der Athletiker. — XIV. Konstitutionelle Entwicklungsphysiologie. — XV. Experimentelle Typenpsychologie. — XVI. Konstitution und Leistung. — XVII. Konstitution und Verbrechen. — XVIII. Die Genialen. — Dritter Teil: **Theorie der Temperamente und Typen.** XIX. Theorie der Temperamente. — XX. Der Konstitutionstypus als naturwissenschaftliches und erkenntnistheoretisches Problem. — Literatur.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Handbuch der experimentellen Pharmakologie

Begründet von **A. Heffter**, fortgeführt von **W. Heubner**, Professor der Pharmakologie an der Universität Heidelberg.

Ergänzungswerk. Herausgegeben von Dr. **O. Eichler**, Professor der Pharmakologie an der Universität Heidelberg, und **A. Farah**, Professor der Pharmakologie an der State University of New York.

Soeben erschien der elfte Band:

Lobelin und Lobeliaalkaloide

Von Dr. **W. Graubner**, Ingelheim/Rh., und Dr. **G. Peters**, Mainz. VIII, 74 Seiten Gr.-8°. 1955. DM 14.80

Inhaltsübersicht: Einteilung. — **Lobelin.** Chemie. — Identifizierung, Nachweis und Bestimmung. — Das Schicksal von Lobelin im Organismus. — Wirkungen auf Organe und Organsysteme. 1. Wirkung auf die Atmungsregulierung und die Atmungsorgane. 2. Wirkungen auf das autonome Nervensystem und das Nebennierenmark. 3. Wirkungen auf Herz und Kreislauf. 4. Wirkungen auf den Verdauungsapparat. 5. Wirkungen auf das Nervensystem. 6. Wirkungen auf die Skeletmuskulatur. 7. Antiallergische Wirkung. 8. Verschiedene Beobachtungen. 9. Wirkungen auf Fermente. 10. Toxicität. 11. Die Stellung des Lobelins innerhalb der Gruppe der nicotinähnlichen Pharmaka. — **Lobelia-Nebenalkaloide.** 1. Alkaloide der Lobelingruppe. 2. Alkaloide der Lelobaningruppe. 3. Alkaloide der Lobiningruppe. 4. Alkaloide der Isolobiningruppe. 5. Andere Nebenalkaloide. Lobelia inflata und andere Lobeliaarten. Galenische Zubereitungen. Gesamtalkaloide. — Synthetische Derivate des Lobelins und anderer Lobelia-Alkaloide. Synthetische Lobelin-Ersatzmittel. — Literatur. Namen- und Sachverzeichnis.

Die im Rahmen des Heffter-Heubnerschen Handbuchs der experimentellen Pharmakologie seit längerer Zeit erforderliche Neudarstellung des Kapitels Lobelin und Lobeliaalkaloide erfolgt jetzt in gedrängter — in verschiedenen Punkten an den Stil der „Reviews" angepaßter Form: den Erfordernissen des Handbuches entsprechend wurde aber versucht, die umfangreiche Literatur des Gebietes (etwa 400 Arbeiten) vollständig zu erfassen. Ein eigenes Kapitel behandelt die Funktion der Chemoreceptoren der arteriellen Strombahn, die seit ihrer Entdeckung durch C. Heymans und seine Mitarbeiter das Thema zahlreicher experimenteller Untersuchungen und mancher Spekulationen geworden ist. Hier — wie auch bei der Darstellung der älteren Arbeiten über die Wirkung von Lobelin — wurde eine scharfe Trennung der experimentell gesicherten Tatsachen von den Arbeitshypothesen der Experimentatoren angestrebt.

Früher erschien der zehnte Band:

Die Pharmakologie anorganischer Anionen

Die Hofmeistersche Reihe. Von Dr. **O. Eichler**, Professor der Pharmakologie, Heidelberg. Mit 94 Abbildungen. XX, 1206 Seiten Gr.-8°. 1950. Ganzleinen DM 186.—

Aus den Besprechungen: Der Handbuchbeitrag „Pharmakologie der anorganischen Anionen" ist seinem Gehalt nach weit mehr als der Titel besagt. Die anorganischen Anionen werden nämlich nicht nur unter pharmakologischem Aspekt gewürdigt, sondern haben eine Bearbeitung erfahren, die ihre generelle Bedeutung in der tierischen wie pflanzlichen Welt in einer eindrucksvollen Weise dokumentiert. Zum ersten Male sind die anorganischen Anionen als Glieder einer bestimmt definierten Stoffklasse in so umfassender Sicht den anderen bekannten Bestandteilen der lebendigen Substanz in ihrem Wesen und in ihrer Wirkungsweise gegenüber gestellt und in die verwickelten Zusammenhänge biologischer Zustände und Abläufe systematisch eingeordnet worden, soweit dies das augenblickliche Wissen um diese Dinge zuläßt. Mit strenger Kritik, die den hervorragenden Kenner der Materie verrät, wird das Wichtige vom weniger Wichtigen getrennt und konsequent das hinreichend fundierte Tatsachenmaterial von allem Unsicheren und Problemhaften geschieden, um Weg und Richtung für künftige Arbeit zu weisen . . .

Dieser Handbuchbeitrag mit einem Umfang von rund 1200 Seiten mit über 6000 verwerteten Arbeiten aus der gesamten Literatur ist aus der Stoffbeherrschung des Autors geformt zu einem umfassenden Bild der biologischen Wertigkeit der Anionen, das unsere Vorstellungen von den Lebenserscheinungen wertvoll ergänzt und bereichert und von dem eine Fülle neuer Anregungen ausstrahlt. Dieses Standardwerk wird sich einen festen Platz erobern.

„Berichte über die allgemeine und spezielle Pathologie"

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Diesem Heft liegt ein Prospekt des Springer-Verlages, Berlin · Göttingen · Heidelberg, bei.

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg.
Printed in Germany.